

VISIT...

LANZAROTE
Caliente.COM

511
58.

А.А. Титаев

БИОЛОГИЯ ВЫСШИХ ГРИБОВ



ИЗДАТЕЛЬСТВО • НАУКА •



АКАДЕМИЯ НАУК СССР
МОСКОВСКОЕ ОБЩЕСТВО ИСПЫТАТЕЛЕЙ ПРИРОДЫ

А. А. Титаев

БИОЛОГИЯ ВЫСШИХ ГРИБОВ

(отдельные вопросы)



ИЗДАТЕЛЬСТВО •НАУКА•
Москва 1976

Биология высших грибов. Титаев А.А. М., "Наука", 1976 г., стр. 1-72.

В книге приводятся новые данные о геотропизме у высших грибов, выявлено регулятивное воздействие магнитного поля Земли на расселение высших грибов в лесу. Представлен документальный материал о существовании у пластинчатых грибов обратимой реакции плодового тела на прикосновение: закручивание шляпки в форме веретена. Содержатся описания редких и оригинальных форм грибов, сообщаются некоторые биохимические сведения о грибах и трактуется новая идея о реликтовых путях обмена веществ у отдельных видов грибов, сближающих их с предками — протобионтами.

Книга представляет интерес для широкого круга биологов и любителей природы.

Табл. 1, илл. 23, библи. 51 назв.

Ответственный редактор
доктор биологических наук,
профессор М.В. ГОРЛЕНКО

Грибы — загадочные организмы. Достаточно сказать, что до настоящего времени обсуждается вопрос о месте грибов в системе органического мира. Вероятно, справедливо выделение их в особое царство природы наряду с царствами животных, растений, а может быть, и прокариот (организмов без настоящего ядра). Сказанное тем более вероятно, что грибы имеют черты животной и растительной организации. По характеру азотного обмена, наличию хитина в оболочке клеток, запасному продукту гликогену, а не крахмалу, они приближаются к животным. В то же время по способу питания путем всасывания, а не заглатывания пищи, неограниченному росту они напоминают растения.

Такое своеобразие грибов привлекает внимание к их изучению и наблюдениям за ними в природе не только специалистов-микологов, но и ученых других специальностей и просто любителей природы. Поэтому всякие сведения о биологии грибов заслуживают внимания, даже если они недостаточно достоверны, а лишь дают основание экспериментировать с грибами в том или ином направлении.

Настоящая книга содержит некоторые фрагментарные сведения о жизни высших грибов, среди которых много сапрофитов, ксилофитов (использующих для питания древесину) и меньше паразитов.

Вначале автор дает общие сведения о грибах, особенностях их размножения и обмена. Им высказывается интересная мысль о реликтовом характере некоторых сторон обмена у грибов. В отдельных случаях, может быть, это и верно. В самом деле, трудно объяснить необходимость для грибов таких соединений, как фаллоидин и аманитин бледной поганки или мускарин красного мухомора и ряд других, токсичных для животного организма и безвредных для самих грибов. Можно предположить, что это остатки каких-то, бывших нужными для грибов продуктов метаболизма. Вероятно, к такого же рода веществам можно отнести токсины некоторых фузариев, являющихся причиной тяжелых заболеваний людей (пьяный хлеб, септическая ангина и др.). Поэтому предположения А.А. Титаева о характере обмена у грибов хотя и спорные, но заставляющие думать и работать в этом направлении.

Своеобразны соображения автора о влиянии земного магнетизма на характер роста плодовых тел грибов в лесу. По его мнению, некоторым из них свойственно расположение рядами в направлении с севера на юг под действием сил земного магнетизма. Свои соображения автор подтверждает опытами, которые, как нам кажется, указывают лишь на возможность такого явления, но не доказывают его, так как их недостаточно, да и методика их постанов-

ки нуждается в доработке. Такие эксперименты интересны лишь как отправные точки для дальнейших исследований.

Известно, что грибы в лесу располагаются не только рядами, но и большими плотными группами на характерном для них субстрате (например, летний опенок, осенний опенок, кирпично-красный опенок и др.). Немаловажную роль в размещении плодовых тел в лесу играет характер освещения. Некоторые грибы встречаются чаще на опушках, полянах, другие, наоборот, под пологом леса и т.д. Словом, если земной магнетизм и играет какую-то роль в характере размещения грибов в лесу, то это лишь один из факторов, далеко неглавный.

Специальный раздел в книге посвящен необычным формам грибов. Например, говорушка воронковидная напоминает форму вазы. Все, что здесь написано, интересно. Однако необходимо отметить, что классификация аномалий у грибов наиболее полно представлена в книге "Основы микологии" А.А. Ячевского, вышедшей в 1933 г. (стр. 844–851). Там же приведены данные и по так заинтересовавшему автора явлению срастания шляпок. Вероятно, в большинстве случаев срастание происходит еще при закладке плодовых тел (получается что-то подобное сиамским близнецам), а не после того, как шляпки появились на поверхности. Поэтому, естественно, попытки автора срастить шляпки взрослых грибов практически не дают нужного результата.

В конце книги приводится список шляпочных грибов, найденных А.А. Титаевым в Подмосковье. Список этот имеет известное значение для познания флоры высших грибов Московской области.

Таким образом, в книге собраны некоторые интересные данные о биологии высших грибов. Ряд положений автора дискуссионен и недостаточно доказан. Однако ценность любой работы не только в том, что в ней сообщается какая-то сумма фактов, но и в том, сколь она будит мысль и заставляет экспериментировать в намеченном автором направлении. Этим в известной мере и интересна книга А.А. Титаева.

М.В. Горленко

РАЗВИТИЕ И РАЗМНОЖЕНИЕ

К ак и все живое на Земле, гриб начинает свою жизнь с одноклеточного состояния — споры. Размеры спор грибов не превышают 10–25 мк в поперечнике. Внешний вид их поразительно разнообразен. Достаточно сказать, что внешний вид спор служит одним из важных систематических признаков классификации грибов [48].

Спора прорастает, путем последовательного митотического деления разрастается в длину, образуя тонкие нити-гифы.

Гифы, вырастающие из одной споры, расходятся от нее во все стороны лучами, ветвятся и образуют первичный мицелий.

Дальнейшее развитие однополого первичного мицелия шляпочных базидиальных грибов включает своеобразную форму полового процесса. При соприкосновении кончиков гиф двух разнополых мицелиев происходит разрушение оболочек и слияние протопластов. Ядра сливающихся клеток не соединяются, и образуется двухъядерная клетка — дикарион. Этот процесс именуется плазмогамией [48]. При дальнейшем делении двухъядерных клеток возникает своеобразный феномен, обеспечивающий каждой клетке получение и мужского и женского ядра. В начале деления на одном — заднем — конце клетки гифы образуется отросток — "крючок", или "пряжка", и переднее ядро спускается в этот отросток, после чего каждое из ядер делится на два. Одно из дочерних ядер переднего ядра из "крючка" отходит вперед, в переднюю клетку, где остается и одно из дочерних ядер заднего ядра после образования перегородки. При этом дочерние ядра заднего и переднего ядра вместе с "крючком" остаются в задней клетке. Так образуются две клетки, каждая с двумя разнополыми ядрами [48].

Из этих клеток путем последовательного деления разрастается вторичный двухъядерный мицелий. Он может при благоприятных внешних условиях образовать наземное плодовое тело — гриб. Плодовое тело представляет собой компактное сплетение гиф и служит органом для образования спор.

Гифы грибного мицелия могут, особенно у дереворазрушающих грибов, соединяться в толстые образования — шнуры-ризоморфы, которые в почве или на ином субстрате тянутся очень далеко. Иногда гифы образуют компактные темные образования — склероции. В этих и других разновидностях мицелия гифы никогда не сливаются, идут тесно и параллельно, как и в плодовом теле.

Споры у базидиальных шляпочных грибов образуются на нижней стороне шляпки. Здесь под мякотью шляпки вырастает гименофор (несущий гимений), состоящий из пластинок или трубочек, иногда просто складок, спускающихся на ножку, или шипиков и сосочков. На гименофоре развивается спорообразующий слой — гимений. В нем гифы заканчиваются и образуют концевые удлинённые двухъядерные клетки своеобразного строения — в форме цилиндра, булавы и др., — именуемые базидиями. Между плодоносящими базидиями располагаются тоже удлинённые клетки гиф — цистиды и парафизы. Эти одноклеточные или многоклеточные образования в форме мешочков бесплодны и выполняют, вероятно, питательную функцию в отношении базидий.

Процесс образования базидиоспор начинается со слияния обоих ядер базидий в одно большое, что трактуется как половой процесс — кариогамия. Путём быстрых последовательных делений большое ядро превращается в четыре дочерних, отделяющихся друг от друга перегородками. Далее каждое из новых ядер проникает в один из концевых отростков базидии — через стеригму, на конце которой происходит в течение нескольких часов созревание спор [48].

Плодовое тело, гименофор, гимений и базидии следует рассматривать как производные мицелия.

Описанный выше процесс размножения свойствен почти всем базидиальным грибам, но встречаются и отклонения от него. Так, у гриба *Coprinus* sp. первичный мицелий путём слияния своих же клеток становится двухъядерным, способным к развитию плодовых тел. У некоторых видов клетки мицелия могут содержать одно двуполое ядро, у других не образуется "пряжка". Образование "пряжки" характерно для размножения многих высших базидиальных грибов.

Для сравнения кратко упомянем о способах размножения других групп грибов. Споры образуются уже у слизевиков, которых раньше относили к классу низших грибов, а теперь выделяют в самостоятельный тип. Обычно слизевики существуют в виде одноядерных гаплоидных голых амеб, питающихся бактериями и способных к размножению. В определенный момент все амебы сливаются в один большой многоядерный плазмодий, в котором образуются споры, представляющие собой не что иное, как те же инцистированные амебы. При прорастании спор из них вытекают амебы. Цикл развития истинных слизевиков — миксомицетов, а также хитридиомицетов, оомицетов и, наконец, аскомицетов (сумчатых грибов) довольно сложен и включает в себя как фазу бесполого, так и фазу полового размножения. У многих из них образуются половые органы — оогонии и антеридии.

Грибы отличаются своим необычайно обильным плодоношением. Так, плодовое тело шампиньона — *Agaricus campestris* величиной в 8 см в поперечнике образует 1800 млн спор, выдавая каждую секунду по 40 млн спор. На 214 пластинках гриба *Coprinus* sp. образуется до 5000 млн спор, по 100 млн в час, а ещё больше — до 11 000 млн спор имеется у ежовика — *Sarcodon imbricatus* [48].

ХИМИЧЕСКИЙ СОСТАВ

В грибах содержатся все главные вещества, свойственные животным и растениям. Для иллюстрации этого положения приводим ниже химический состав молодого свежего белого гриба (в процентах на сухое вещество) [12]:

	Шляпка	Ножка		Шляпка	Ножка
Общий азот	9,13	4,27	Клетчатка	7,46	11,38
Белок	25,43	16,00	Жир	11,4	4,87
Сахар	—	24,4	Зола	7,87	6,64
Гликоген	7,95	30,7	Вода	90,2	89,15

Содержание суммарного белка в других видах грибов варьирует в довольно широких пределах — от 35,3 у подосиновика до 8,87 у говорушки (в процентах на сухое вещество). Оно изменяется довольно значительно у одного и того же вида в зависимости от возраста плодового тела гриба, условий произрастания и других факторов [47].

Кроме перечисленных выше в состав гриба входят многие другие органические вещества — свободные аминокислоты, амины, нуклеиновые кислоты, алкалоиды и др.

Изучался аминокислотный состав суммарного белка грибов. Так, в плодовых телах шампиньона — *Agaricus campestris* найдены 18 аминокислот (в %): аспарагиновая — 2,0, глутаминовая — 2,6, серин — 0,8, гликокол — 1,0, треонин — 0,6, аланин — 2,0, валин — 0,7, тирозин — 0,7, гистидин — 0,7, метионин — 0,1, изолейцин — 0,3, лейцин — 1,4, фенилаланин — 1,1, лизин — 2,1, аргинин — 2,2, пролин — 0,9, цистин — 1,9, триптофан — 2,9. Обращает на себя внимание более высокое содержание аминокислот глутаминовой, аспарагиновой, аргинина, лизина, что характерно для животных белков. Наиболее полный набор аминокислот — до 22 — обнаружен в белом грибе. Содержание отдельных аминокислот в белке грибов довольно значительно варьирует: в белке плодовых тел *Lepista* sp. содержится много лейцина и изолейцина (9,2 г), а в белке *Termitomyces* sp. много гистидина (6,5 г) и аргинина (8,5 г на 100 г белка). Свободные аминокислоты также обнаружены в плодовых телах базидиальных грибов в довольно значительном количестве с преобладанием аспарагиновой, глутаминовой и аланина [27, 28, 32, 35].

В грибах найдены и витамины (в мг% на сухое вещество): витамин С — 120 — 500, витамин В₁ — 0,1—13, витамин В₂ — 1—7, никотиновая кислота — 12,6—70, пантотеновая кислота — 1,38—2,36, пиридоксин (В₆) — 0,66—0,98, биотин — 0,68—1,77, фолевая кислота — 0,5—3,5, витамин В₁₂ — 2,28—3,55, эргостерин — 0,08—0,66. Обращает на себя внимание очень большое содержание в грибах компонента окислительно-восстановительных систем — аскорбиновой кислоты.

Клетки мицелия и плодового тела гриба содержат нуклеиновые кислоты — дезоксирибонуклеиновую (ДНК) и рибонуклеиновую (РНК).

Интересно отметить, что содержание азотистых оснований в ДНК и РНК у разных представителей порядка Agaricales варьирует в следующих пределах (в моль%) [28]:

	Гуанин	Аденин	Цитозин	Тимин
ДНК	22,6–29	22,4–28,55	21,8–28,6	19,4–27,4
	Гуанин	Аденин	Цитозин	Урацил
РНК	27,7–29,4	24,2–27,7	21,3–22,9	21,1–22,6

ПИТАНИЕ И ОБМЕН ВЕЩЕСТВ

Грибы — гетеротрофные организмы, т.е. они могут использовать только готовое органическое вещество, накапливаемое другими организмами.

Основной источник питания грибов — углеводы и азотистые вещества. Грибы могут использовать как растворимые углеводы, моно- и дисахариды, добываемые ими иногда из корневой системы деревьев, так и полисахариды — крахмал и в особенности клетчатку гниющей древесины благодаря тому, что располагают ферментом целлюлазой, с помощью которой клетчатка распадается до глюкозы или более крупных фрагментов, легко усваиваемых грибным мицелием.

К используемым грибами азотистым веществам из почвы относятся прежде всего нитраты и нитриты, а также аммиак и мочеви́на, служащие для синтеза аминокислот и белка, пуриновых и пиримидиновых оснований. В процессе усвоения нитраты восстанавливаются до аммиака по схеме: $\text{NO}_3^- \rightarrow \text{NO}_2^- \rightarrow \text{NH}_2\text{OH} \rightarrow \text{NH}_3$, мочеви́на разлагается ферментом уреазой до CO_2 и NH_3 . Грибы могут всасывать и готовые аминокислоты, а иногда и пептиды.

Некоторые шляпочные грибы можно выращивать в лабораторных (моховики) или производственных условиях (шампиньоны, вешенки, летние опенки). Культуральная среда для них должна содержать сахар, пептон (источник азота), неорганические и другие вещества, а в ряде случаев также древесные опилки [4].

Обмен веществ во всех живых существах начинается с процесса постепенного разложения глюкозы — гликолиза (см. схему), реакции соединения глюкозы с фосфатом (фосфорилирования), трансформации ее в фруктозодифосфат и расщепления последнего, заканчивающегося в аэробных условиях образованием пировиноградной кислоты, которая декарбоксилируется с образованием уксусной кислоты. В форме ацетил-КоА—SH последняя передается в цикл трикарбоновых кислот, или цикл Кребса. Этот цикл и есть главный и конечный путь окисления пищевых веществ в организме [14]. Путем двух реакций декарбоксилирования (отнятия CO_2) и четырех реакций дегидрирования (отнятия H) этот цикл завершается образованием новой молекулы щавелевоуксусной кислоты, и цикл повторяется. Этот цикл функционирует

непрерывно и бесконечно, и при каждом его обороте образуются три молекулы CO_2 и восемь атомов водорода, потребляются три молекулы O_2 и завершается полное окисление одной молекулы пировиноградной кислоты. CO_2 выделяется из организма в атмосферу, а частично может использоваться в других реакциях обмена веществ. Атомы водорода из цикла Кребса передаются в систему истинного дыхания (дыхательную цепь), составленную из ряда ферментов и цитохромов b , c , a и a_3 . В конечном звене этой цепи совершается основной энергетический процесс в организме — соединение водорода с атмосферным кислородом с образованием воды. Передача водорода по дыхательной цепи связана с образованием 38 молей аденозинтрифосфата — аккумулятора и передатчика энергии в организме.

Основные обменные процессы грибов в принципе не отличаются от обменных процессов других живых организмов, кроме некоторых бактерий. Так, в высших грибах протекают реакции цикла Кребса и существует дыхательная цепь. На этом главном пути обмена веществ не только "сгорает" глюкоза, но и синтезируются АТФ или неорганические полифосфаты, в которых аккумулируется большой запас энергии. Кроме того, этот путь дает начало другим, дополнительным путям обмена веществ.

Ключевым пунктом в главном пути обмена веществ служит КоА. От этого звена ответвляются пути для синтеза многих веществ — жирных кислот, липидов, стероидов (холестерина, эргостерина), ароматических соединений (фенолов, флавонов, ароматических аминокислот и их производных — триптамина, серотонина). В одном из этих ответвлений из триптофана и уксусной кислоты синтезируются ростовые вещества — ауксины, гетероауксин. Из ацетата образуются также вещества изопреновой структуры, служащие основой для синтеза каротиноидов и порфиринов.

Образование аминокислот совершается при аминировании кетокислот или переаминировании уже готовых аминокислот при участии ферментов трансаминаз. Аминокислоты, аммиак, CO_2 используются для синтеза пуриновых и пиримидиновых оснований.

Организация основных структур живого вещества — белка, нуклеиновых кислот — совершается путем ферментативной полимеризации из мономолекулярных продуктов — аминокислот (белок), пуринов и пиримидинов (нуклеиновые кислоты). Сахара — рибоза и дезоксирибоза, входящие в состав нуклеиновых кислот, синтезируются в двух ветвях углеводного обмена — в пентозном цикле (рибоза) (см. схему) и в гликолитическом цикле Эмбдена — Мейергофа — Парнаса (дезоксирибоза).

Указанные ответвления от главного пути обмена веществ представляют в сущности синтетические реакции, заканчивающиеся образованием необходимых для гриба пластических или физиологически важных веществ, используемых в жизненных процессах.

Наследственные особенности структуры, химического состава и обмена веществ гриба передаются из поколения в поколение сложным

аппаратом, состоящим из комплекса нуклеиновых кислот, белков, ферментов, аминокислот.

Реакции окислительного обмена и процессы биохимического синтеза аминокислот, жирных кислот (жиры), белков, нуклеиновых и других веществ осуществляются при участии ферментов. Все ферменты — белки, синтезируемые аппаратом нуклеиновых кислот (см. схеме). Ферментативный аппарат грибов весьма сложен и многообразен. Только в основных путях обмена веществ — гликолизе и цикле Кребса — участвует не менее 21 фермента, в том числе киназы, фосфатазы, гидролазы, дегидрогеназы, декарбоксилазы и др. Реакция синтеза белка и нуклеиновых кислот осуществляется тоже большим числом (более 20) ферментов — синтетаз (для белка) и полимераз (для нуклеиновых кислот). Указанные здесь ферменты — общие для большинства живых существ. Кроме того, в грибах присутствует ряд ферментов, связанных с особенностями биологии высших грибов: целлюлаза, расщепляющая клетчатку древесины до дисахарида целлобиозы; целлобиаза, расщепляющая целлобиозу до глюкозы; ксиланаза, расщепляющая пентозан лиственных деревьев ксилан до пентозы ксилозы; маннаназа, расщепляющая пентозан маннан (хвойных деревьев) до маннозы; алкогольоксидаза, окисляющая алкоголи в альдегиды; тирозин- и фениламмонийлиазы, катализирующие синтез коричных кислот; ксилозооксидаза, окисляющая ксилозу и другие.

Полезно подчеркнуть, что высшим базидиальным грибам свойствен окислительный тип обмена веществ: они могут нормально расти и развиваться лишь в аэробных условиях при достаточном снабжении кислородом.

У высших грибов наряду с главным существуют побочные пути обмена веществ, в которых синтезируются специфические вещества, влияющие на характерный облик гриба, его таксономические признаки, и вещества пока неизвестного назначения, что, впрочем, тоже характерно для высших грибов. Эти вещества не метаболизируются и накапливаются в клетках гриба или выделяются.

К побочным путям обмена веществ в грибах относятся прежде всего реакции неполного окисления. Большинство из них представляет собой незавершенный главный путь обмена, заканчивающийся на фазе об-

Подпись к схеме

Список сокращений: ак — аминокислоты; а-КоА — ацетил-КоА; ала — аланин; арг — аргинин; арс — ароматические соединения; асп — аспарагиновая кислота; б, с, а, а₃ — цитохромы; гли — глицин; глу — глутаминовая кислота; глун — глутамин; гц — глицерин; г-6-ф — глюкозо-6-фосфат; жк — жирные кислоты; ип — изопрен; м — мочевины; мев — мевалоновая кислота; мес — метилсалицилат; мл — малонат; НАД — никотинамидадениндинуклеотид; НК — нуклеиновые кислоты; орн — орнитин; п — пируват; пир — пиримидиновые основания; пп — полипептиды; пур — пуриновые основания; пц — пентозный цикл; р-5-ф — рибозо-5-фосфат; сер — серин; скв — сквален; тир — тирозин; трипт — триптофан; тф — триозофосфаты; фао — ферментативный аппарат организма; фг — фосфоглицериновые кислоты; фен — фенилаланин; фл — фенолы; фп — фосфоенолпируват; ф-1,6-диф — фруктозо-1,6-дифосфат; ф-6-ф — фруктозо-6-фосфат

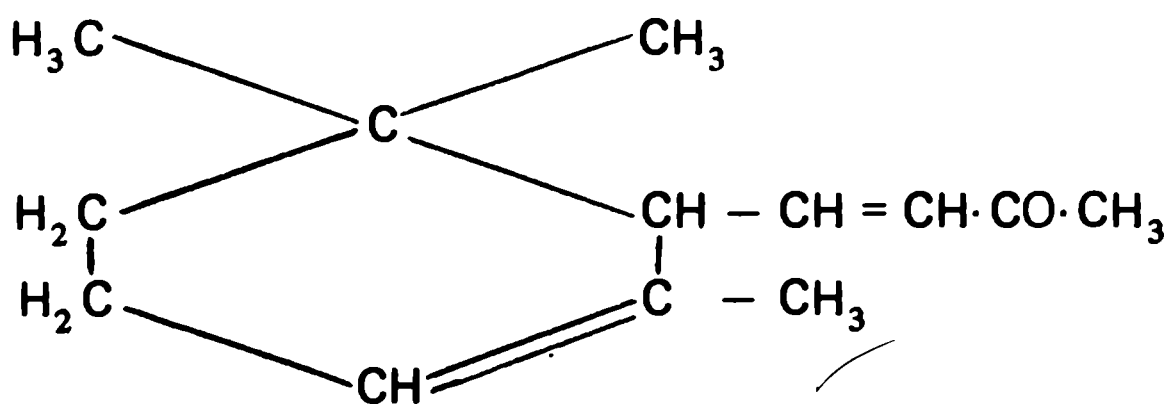
разования какой-либо кислоты трикарбонового цикла — лимонной, щавелевоуксусной, фумаровой или продуктов их трансформации. В условиях культуры некоторых грибов с достаточно интенсивным процессом неполного окисления, например *Aspergillus niger*, можно получать эти кислоты, в частности лимонную, в производственных масштабах. Выделение таких продуктов наблюдается и у некоторых высших грибов. Так, у ежевиковых через шипики гимения выделяются капли маслянистых веществ (*Odontia sudans*, *Sarcoodontia fragilissima*) или кристаллы бесцветные (*O. papillosa*), оранжевые (*Hydnellum aurantiacum*) или синие (*Phelodon niger*). Капли бесцветной жидкости выделяют многие грибы через поверхность шляпки или через гимений, например *Inonotus dryadeus*, *Formitopsis pinicola*, *Russula luteotacta*, *R. foeteus*.

На коротких побочных путях обмена синтезируются в грибах и широко распространенные летучие пахучие вещества, составляющие основу своеобразного их аромата, перечисленные ниже [48]:

Гриб	Запах	Соединение, определяющее запах
<i>Inocybe piriadora</i>	Грушевой эссенции	Уксусноэтиловый эфир
<i>Lepista irina</i>	Фиалки	β -Ионон
<i>L. nuda</i>	Апельсинов	Нерол (+ индол)
<i>Clitocybe nebularis</i>	„	Ионон, нерол
<i>Lactarius pyrogalus</i>	Яблок	Эфиры уксусной и других кислот
<i>Russula mariae</i>	Земляники	Те же
<i>R. lutescens</i>	„	„
<i>Macrocytista cucumis</i>	Огурцов	Неизвестно
<i>Lentinellus cochleatus</i>	Аниса	Анетол
<i>Clitocybe odora</i>	„	„
<i>Mycena pura</i>	Редьки	S-аллил- L-цистеинсульфоксид
<i>Marasmius scorodoni</i>	Чеснока	То же
<i>M. alliaceus</i>	„	„
<i>Lactarius volemus</i>	Селедки, рака	Триметиламин
<i>Russula xerumphalina</i>	Селедки	„
<i>R. lepida</i>	Скипидара	Терпены
<i>R. melliolens</i>	Меда	Углеводы
<i>R. sororia</i>	Сыра камамбера	Производные индола
<i>R. violacea</i>	Колбасы	Неизвестно
<i>Mycena ammoniaca</i>	Аммиака	Аммиак
<i>M. leptoccephala</i>	„	„
<i>Lactarius camphoratus</i>	Камфары	Камфара
<i>Phlegmatium camphoratum</i>	„	„
<i>Lentinus suavissimus</i>	Пота	Летучие жирные кислоты
<i>L. borealis</i>	„	То же

Характерный запах может быть свойствен отдельным родам грибов, но в большинстве случаев им обладают отдельные виды. Так, приятный анисовый запах характерен для грибов из рода *Clitocybe* — *C. odora*, *C. suaveolens*, *C. fragrans*, *C. obsoleta*, а также некоторых трутовиков из рода *Trametes*. Они содержат анетол ($\text{CH}_3\text{O}\cdot\text{C}_6\text{H}_4\cdot\text{CH}=\text{CH}\cdot\text{CH}_3$), анисовый альдегид ($\text{CH}_3\text{O}\cdot\text{C}_6\text{H}_4\cdot\text{CHO}$), анисовую кислоту ($\text{CH}_3\text{O}\cdot\text{C}_6\text{H}_4\cdot\text{COOH}$). Апельсиновый запах *Lepista nuda* обусловлен главным образом высшим

непредельным спиртом — неролом ($\text{CH}_3 - \underset{\text{CH}_3}{\text{C}} = \text{CH} - \text{CH}_2 - \text{CH}_2 - \underset{\text{CH}_3}{\text{C}} = \text{CH} - \text{CH}_2\text{OH}$), фиалковый запах зависит от присутствия ионона — кетона, относящегося к ряду циклогексанона [10]:



О происхождении ароматических веществ в грибах дает представление их химическая структура. Анетол, анисовая кислота принадлежат к группе фенолов, которые синтезируются из ацетата при участии ацетил-КоА (см. схему). Уксусная кислота — исходное соединение для синтеза нерола и непредельного жирного альдегида — цитраля, а следовательно, и ионона. Остальные ароматические вещества синтезируются либо из ацетата, либо при белковом обмене (индол, S-аллил-L-цистеин-сульфоксид, триметиламин). По-видимому, большинство ароматических веществ, в том числе обширная группа тритерпенов, стеролов и других, в грибах образуется в первом звене цикла Кребса — в звене синтеза ацетил-КоА из пировиноградной кислоты [6, 24]. Кроме того, ароматические соединения появляются также в звене триозофосфатов и фосфоэнлопировиноградной кислоты (см. схему) [6].

Эти краткие данные о запахах грибов и их природе указывают на существование у разных их видов совершенно различных побочных коротких путей обмена веществ, приводящих к образованию конечных продуктов, характерных для данного вида.

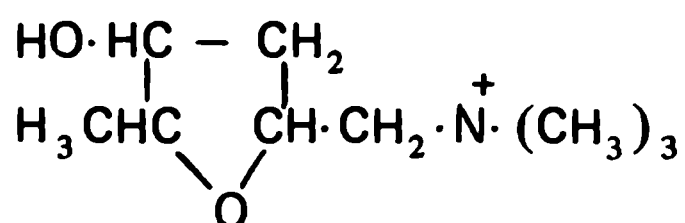
Таковыми же путями в обмене веществ грибов образуются и ядовитые соединения. Если у животных образование ядов представляет собой специализированную функцию одного какого-то органа (железы), то у грибов такие соединения производятся всеми клетками мицелия в плодовом теле.

Один из наиболее известных ядов в грибах — мускарин [27, 28]. Он содержится не только в нескольких видах мухоморов, но также в грибах из других семейств (например, в роде *Inocybe* — волоконище, в грибах из рода *Clitocybe*, в *Boletus satanas*, некоторых розовопластинниках и даже в некоторых сыроежках — *Russula emetica*). Наиболее насыщены этим ядом *Inocybe peripes* (3,3—16 мг%), *I. patouillardii* (0,4—8 мг%) и *Clitocybe rivulosa* (5—6 мг%). В истинных мухоморах его содержание невелико — 0,1—0,28 мг%. Доза в 50 мг мускарина, вызывающая тяжелое отравление, содержится в 3—4 кг мухомора и только в 40—80 мг волоконицы.

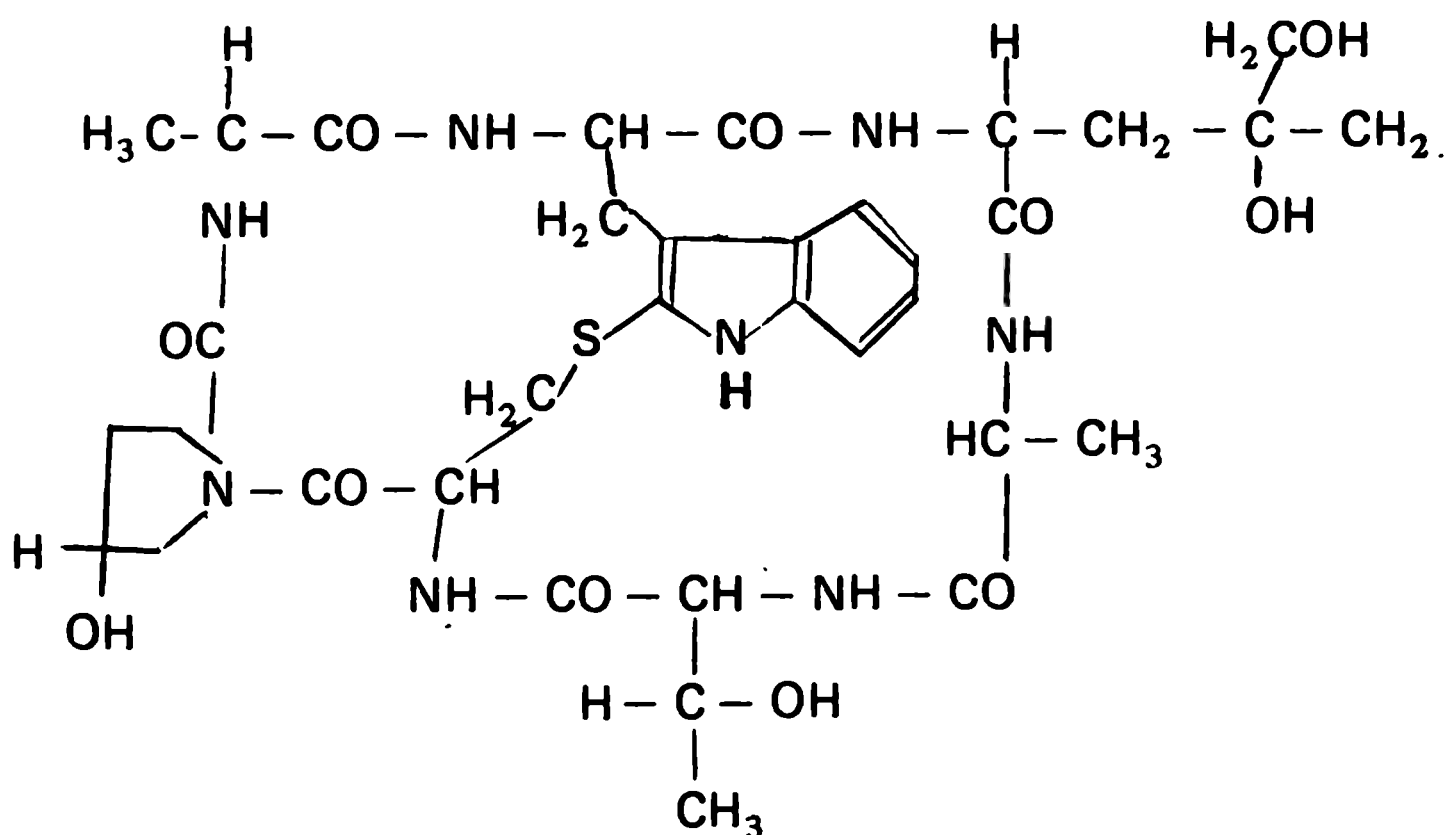
Другой, более опасный, грибной яд — фаллоидин — содержится лишь в некоторых видах рода *Amanita*, особенно в бледной поганке *A. phal-*

loides в количестве 10 мг%. Смертельная доза этого яда 0,1 мг на 1 кг веса или 20 мг для взрослого человека.

Мускарин по химическому строению представляет триметиламмоний-хлоридную соль 2-метил-3-окси-5-аминометилтетрагидрофурана:



Фаллоидин имеет сложное строение кольцевого пептида. Его структура включает аминокислоты — цистеин, оксипролин, треонин, γ , δ -диоксидейцин, аланин, α -окситриптофан:



Фаллоидин а

Механизмы синтеза ядов в грибах различны. Мускарин представляет собой побочный продукт при обмене углеводов и образуется при циклизации и восстановлении глюкозы с последующим присоединением триметиламина. Фаллоидин синтезируется на путях белкового обмена.

В звене ацетил-КоА, частично в звене фосфоенолпировиноградной кислоты берет свое начало необратимый путь синтеза большой группы пигментов — производных бензохинона (мускаруфин, пигмент мухомора), антрахинона (золотистый болетол) и др. Накапливаясь постепенно в плодовом теле гриба и не метаболизируясь, пигменты несут, вероятно, защитные функции (например, от ультрафиолетовых лучей солнца) или служат для фотосенсибилизации некоторых обменных процессов (так, голубая окраска стимулирует синтез флавонов) [39].

В высших грибах обнаружены производные аминокислот — триптофана и 5-окситриптофана — триптамин и 5-окситриптамин (серотонин), несущие важные функции в нервной системе животных. В грибах из рода *Psilocybe* (и некоторых других) содержится производное триптамина — псилоцибин, вызывающий у человека галлюцинации. Значение этих аминов для грибов неизвестно.

В качестве еще одного своеобразного побочного пути обмена веществ у грибов заслуживает упоминания способность их в условиях искусственной культуры синтезировать неопредельные вещества типа полиацетиленов. Этот феномен встречается только у некоторых представителей *Polyporaceae* и *Agaricaceae* [27, 32, 35].

Полиацетилены — ненасыщенные вещества жирного ряда, характеризующиеся двойными и двумя-тремя тройными связями. Их линейная цепочка состоит из восьми — десяти углеродных атомов и заканчивается спиртовой или карбоксильной или эфирной или нитрильной группой. В грибах они синтезируются из уксусной кислоты в форме ацетил-КоА и янтарной кислоты в форме сукцинил-КоА.

Полиацетилены обладают антибиотическим действием, иногда довольно значительным. Считают, что эти вещества синтезируются в грибе для устранения избытка уксусной кислоты, образующегося при торможении цикла Кребса в неблагоприятных культуральных условиях [27, 28]. Здесь важно заметить, что в этих условиях синтезируется не одно полиацетиленовое соединение, а несколько близких по строению аналогов. Так, в грибе *Polyporus anthracophilus* найдено 18 различных полиацетиленов. По-видимому, свойство синтезировать несколько аналогов на одном пути встречается у высших грибов в природных условиях и по отношению, например, к синтезу ароматических кислот [27, 28].

На основании представленных здесь кратких сведений можно утверждать, что в высших грибах протекают те же основные обменные процессы, как и во всех других живых существах, кроме некоторых бактерий [14, 47]. В круг этих процессов включены гликолиз, цикл Кребса, дыхательная цепь и дополнительные ответвления от главного пути, на которых синтезируются аминокислоты, белки, липиды, нуклеиновые кислоты. Продукты синтеза этих ответвлений обнаружены у всех грибов и, безусловно, необходимы для их жизнедеятельности.

Конечные продукты побочных путей метаболизма не подвергаются обменным превращениям, накапливаются в клетках плодового тела, могут частично выделяться в окружающую среду. Характерной чертой их является отсутствие безусловной необходимости для гриба. Так, пигмент мускаруфин в мухоморах у молодых особей отсутствует и постепенно накапливается от краев шляпки к верхушке; такое же явление наблюдается у одного из видов волоконниц — *Inocybe geophylla* [48]. Без синтеза мочевины животные не могут обойтись, в грибах ее присутствие непостоянно [45], не представляет необходимости [33, 47]. Присутствие таких продуктов в плодовом теле гриба может иметь экологическое значение.

Где в клетках гриба локализованы пути обмена веществ? Как известно, большинство ферментов цикла Кребса, дыхательной цепи, окислительного фосфорилирования сосредоточены в митохондриях эукариотных клеток [19], гликолиз локализован в плазме. Все же побочные процессы, заканчивающиеся образованием какой-либо кислоты цикла Кребса — лимонной, янтарной и других — должны происходить целиком в митохондриях. Следовательно, в клетках гриба должны

существовать неполноценные, несовершенные митохондрии или подобные им частицы с неполным или иным набором ферментов.

С позиции эволюционной теории предками митохондрий были бактерии-”промитохондрии”, включившиеся в первичные клетки в начальном периоде возникновения жизни на Земле в результате симбиоза [19], которые внесли в первичную клетку цикл Кребса и дыхательную цепь. Возможно, что обмен веществ и дыхание, т.е. жизнь, возникли только в симбионте. Вместе с тем существование в предбиологическом периоде на Земле многообразия путей синтеза органических веществ могло найти затем отражение в многообразии путей ”обмена веществ” в свободных промитохондриях [22]. Возможно, что грибы — ближайшие родственники первичных организмов — унаследовали от них набор митохондрий разной степени развития, в том числе неполноценных, с короткими путями обмена веществ.

Естественно представить себе, что цикл трикарбоновых кислот и другие виды обмена не появились сразу, а развивались постепенно в ”промитохондриях”. Следовательно, среди последних были представители с разной степенью развития цикла Кребса, с неполноценными циклами, кончавшимися на синтезе ацетил-КоА или лимонной кислоты и т.п. Такие короткие пути обмена, существующие у современных грибов, могли остаться в них от далеких предков, и их можно назвать реликтовыми.

В высших базидиальных грибах встречается и столь характерный для мира животных орнитиновый цикл образования мочевины (Н.Н.Иванов) [45]. Ее находят у представителей некоторых видов грибов в большинстве случаев в количестве до 0,75%, иногда до 19%. Бонне [33] обнаружил ее только в 5 видах из 82 изученных. В родах *Cortinarius*, *Tricholoma* ее вовсе нет. Следовательно, мочевина не относится к обязательным конечным продуктам азотного обмена у высших грибов. Гипотетически протобионты могли владеть орнитиновым циклом и передать его некоторым линиям грибов. В таком случае его можно отнести к реликтовым путям обмена веществ у грибов. Согласно мнению З.Э. Беккер, мочевина у грибов выполняет функции, аналогичные функциям аспарагина у высших растений. Таким образом, если сокращенные циклы обмена можно понимать как ”реликтовые”, накопление мочевины, наоборот, могло бы быть отражением поздней надстройки обмена экологического назначения.

Давно уже известно, что направление роста высших растений в отвесном положении по отношению к земной поверхности диктуется силой земного тяготения. Этот феномен носит название геотропизма. Рост корня направлен вниз к центру Земли, — положительный геотропизм, а рост ствола, стебля идет в противоположном направлении вверх, к Солнцу — отрицательный геотропизм. Такое различие в направлении роста обеспечивает корню и стеблю возможность осуществить их характерные специальные функции — всасывание воды и минеральных веществ из почвы корнем и синтез органических веществ из углекислого газа под воздействием солнечного света в зеленых листьях [49].

Для выяснения сущности геотропизма проведено множество экспериментов. Уже в первых опытах Найдт (1806) доказал, что действие силы тяжести на направление роста растений не специфично, и может быть заменено другой, механической силой [49]. На поверхности Земли в естественных условиях на растения действует только одна механическая сила — сила тяготения, и это действие следует оценивать как геотропизм. В общем же смысле реакцию растения не только на тяготение, но и на центробежную и другие механические силы нельзя уже назвать геотропизмом, а следует именовать механотропизмом.

Явление геотропизма присуще и низшим растениям — мхам, грибам, лишайникам. Только водоросли лишены чувствительности к силе тяжести [49, 50]. На явления геотропизма у грибов впервые указал Сакс в 1879 г. [51].

В особенности ясно выступает чувствительность к силе тяжести у высших базидиальных грибов. У них плодовые тела всегда растут на ножке вертикально вверх, знаменуя собой явление отрицательного геотропизма. Если по природным условиям гриб появляется на горизонтальной поверхности субстрата (пень, ствол упавшего дерева), то он обязательно образует на некотором расстоянии изгиб вверх и его шляпка будет расти параллельно земной поверхности. Рост гимениальных образований под шляпкой направлен к земле и рассматривается как явление положительного геотропизма. Такое положение шляпки и гимения диктуется необходимостью разбрасывания спор гриба по поверхности земли. Это хорошо видно на рис. 1, на котором показано в естественных условиях положение ложных — *Nematoloma fasciculare* и летних — *Kuehneromyces mutabilis* опять на гниющих стоящем и лежащем древесных стволах.

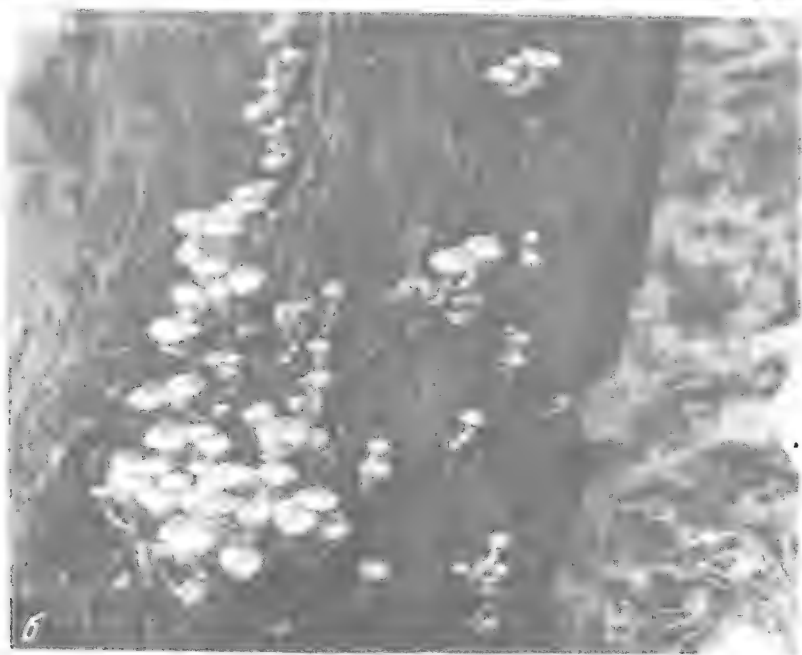


Рис. 1. Отрицательный геотропизм у *Nematoloma fasciculare* — ложного опенка (а) и геотропические изгибы у *Kuehneromyces mutabilis* — летнего опенка (б)

В качестве примера геотропизма среди грибов часто приводят особенности роста некоторых трутовиков из родов *Fomes*, *Fomitopsis*, *Telephora*, *Trametes*, *Piptoporus* и др. Они растут на стволах деревьев, питаясь их древесиной. На живых стволах они имеют вид плотных, деревянистых полукружий, консолей, копыт и др., длинная ось которых расположена поперек ствола, перпендикулярно к его оси (рис. 2). Верхняя поверхность гриба может быть различной в зависимости от его систематического положения: гладкой, коричневой у *Piptoporus betulinus*; шершавой, волосистой, с концентрическими кольцами серо-зеленой окраски у *Trametes betulina*; темно-коричневой с различно окрашенными в красные или темно-серые цвета концентрическими полукольцевыми ежегодными нарастаниями — виды *Fomes*, *Fomitopsis*. Нижняя поверхность этих грибов преимущественно горизонтальна и представляет собой гимений серого или желтовато-серого цвета в форме вертикальных трубочек, открывающихся наружу отверстиями — порами, из которых высыпаются зрелые споры.

Теперь попробуем выяснить, что произойдет с уже выросшим зрелым грибом трутовиком, если ствол, на котором он вырос в поперечном положении, упадет на землю. Спороносные трубочки гимения окажутся в горизонтальном положении, высыпание спор станет невозможным. Наблюдения убеждают, что такой гриб уже не будет расти в прежнем, поперечном, направлении. На нем может вырасти новый гриб — в форме консоли, — но уже обязательно в продольном направлении по отношению к стволу (рис. 3), параллельно земной поверхности. Такой плодоносящий гриб может вырасти только в том случае, если старый гриб при падении ствола окажется не на гребне ствола, а в боковом положении, при котором только и возможно горизонтальное расположение гимениального слоя в новом грибе и отвесное положение спороносных трубочек, обеспечивающее высыпание спор на землю.

Вырастающие на упавшем древесном стволе новые грибы трутовики могут образовать консолевидные плодовые тела также только в том случае, если они появляются на боковой поверхности ствола, где они располагаются в продольном направлении и образуют гимений. Еще Сакс [50—52] обратил внимание на эту особенность роста трутовика. Он указал, что трутовик *Telephora*, выросший на верхней стороне ствола упавшего дерева, не развивает гимения и имеет круглую форму (*kreisrund*). Максимальное развитие гимения происходит, согласно схеме Сакса, по средней боковой линии ствола.

Действительно, на поваленных стволах деревьев, обреченных на медленное разрушение, можно встретить разнообразные грибы различной формы. Однако чаще всего на них вырастают белые шаровидные грибы в форме круглых гладких шишек, по внешнему виду похожих на дождевики (настоящие дождевики весьма редко поселяются на гниющих стволах деревьев). Белые шарики (шишки, желваки), о которых здесь идет речь, обычно располагаются на верхней стороне упавшего древесного ствола. Они представляют собой недоразвитую или молодую форму трутовиков *Fomes marginatus*, *Fomitopsis pinicola* и



Рис. 2. Трутовик *Fomes fomentarius* в виде консоли на боковой стороне лежащей гниющей березы

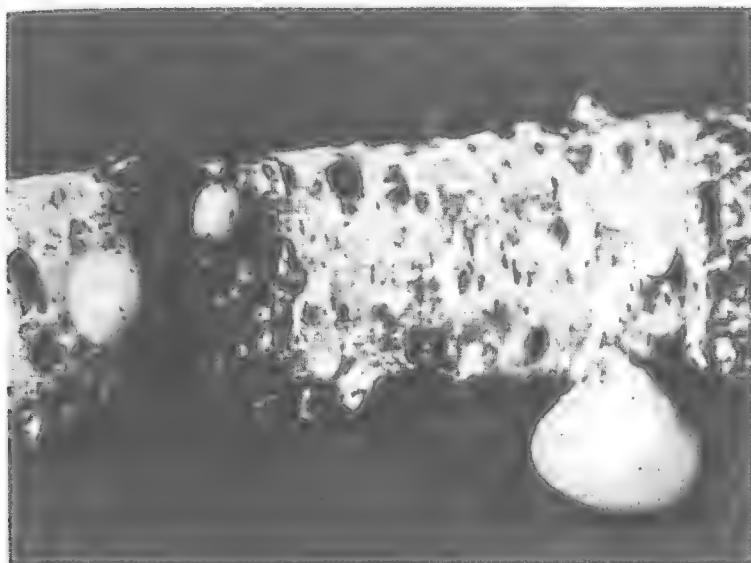


Рис. 3. Трутовик *Fomes fomentarius* на лежащем стволе гниющей березы; старый – поперечный и новый, выросший после падения ствола, – продольный

других видов. Если эти грибы выросли на гребне ствола, строго по верхней линии его поверхности, то форма их остается долгое время, по нашим наблюдениям, в течение года, а может быть, и долее, шарообразной; они достигают размера 4—5 см в диаметре. У таких грибов нет ни ножки, ни шляпки, они не образуют гимения снаружи, нет спорообразования и внутри, как у дождевиков. У более старых верховых грибов при основании появляются небольшие, бесплодные кольцевые наплывы с зачатками гименофора.

В очень редких случаях — два раза за несколько лет наблюдений — нам удалось встретить шляпочные формы верховых трутовиков. Поверхность шляпки — бугристая, темных и красных цветов, с наплывом серого цвета по краю шляпки, с гимением под шляпкой и короткой ножкой. На этом же стволе были и консолевидные грибы — трутовики, идентичные по своей морфологии с верховыми шляпочными, но расположенные на боковой поверхности ствола. И те и другие грибы принадлежали к одному виду — *Fomitopsis pinicola*.

Определить принадлежность молодого шарообразного гриба ("желвака") к тому или иному виду трутовика затруднительно. Верховые грибы не могут в силу своего положения образовать полукруглых плодовых тел — консолей, — а вырастающие на боку ствола грибы всегда имеют форму только консоли (см. рис. 2, 3) и никогда не имеют шаровидной формы или ножки.

Эта закономерность наблюдается также и у воронковидных грибов *Trametes versicolor* из семейства *Polyporaceae*. Если они вырастают на гребне лежащего на земле ствола, они имеют обычный вид, какой и присущ им при наземном росте, только ножка у них укорочена. На боковой поверхности ствола грибы принимают вид консоли и ножки не образуют.

Итак, можно заключить, что форма древесного гриба может изменяться в зависимости от его топографии, местоположения на упавшем стволе дерева. Такая особенность роста на упавших и гниющих стволах присуща только грибам из семейства *Polyporaceae*. Другие виды грибов, например известные любители пней и стволов вешенки *Pleurotus ostreatus*, таким свойством не обладают и образуют шляпочные плодовые тела независимо от топографии. Так же ведут себя пилолистник чешуйчатый, панус тигровый и др. Очевидно, во всех случаях в корневых и бескорневых грибах главной силой, формирующей внешний вид плодового тела гриба, следует признать геотропизм.

Как указывает А.С. Бондарцев [1], белые шарики, или желваки, представляют собой молодые формы трутовых грибов, которые в старости имеют форму копыт, подушек, консолей и т.д. К сожалению, кроме этого общего утверждения в монографиях по трутовым грибам не содержится указаний, различаются ли чем-либо желваки разных видов грибов, к какому виду следует отнести тот или иной желвак.

Сверстники белых желваков, оказавшиеся на боковой стороне ствола, сравнительно быстро начинают развиваться и в течение нескольких недель образуют ту или иную уплощенную форму или же типичную

консоль. Но если положение гриба, выросшего на гребне ствола, или положение ствола сместятся хотя бы немного так, что гриб окажется ближе к боковой поверхности ствола, то наблюдается уже несимметричный рост гриба, выпячивание вправо или влево в форме языка, на нижней поверхности которого формируется теперь гимений (рис. 4). Если ствол дерева достаточно тонок, то верховой гриб, располагавшийся сначала строго по верхней линии, при своем разрастании как бы сползает на обе стороны, образуя подобие креста, с гимением на обоих боковых отростках (языках). Эти отростки не завиваются вокруг ствола и растут параллельно поверхности земли. На живом дереве при многолетнем разрастании трутовик может образовать постепенно кольцо вокруг ствола.

Чтобы убедиться в важной роли топографии древесного гриба для его развития, в ряде повторных экспериментов мы поворачивали стволы упавших берез с верховыми грибами так, чтобы эти грибы оказались на боковой поверхности ствола. Наблюдения в течение нескольких недель показали, что грибы, повернутые на 90° , по сравнению с контрольными неповернутыми довольно скоро (через три-четыре дня) начинают менять свою форму и постепенно к концу недели уплощаются, разрастаются в стороны, образуют гимений на поверхности, обращенной к почве (рис. 5).

Повернутое плодовое тело при своем развитии может принять несколько различных вид: оно может разрастись в форме языка или консоли и т.п. Однако в основном форма повернутых грибов сходна с формой тех из них, которые выросли самостоятельно на боковой поверхности лежащего ствола. В то время как повернутые грибы подвергаются метаморфозу, контрольные неповернутые верховые грибы сохраняют свою первоначальную шаровидную форму и не образуют гимения.

В связи с этими наблюдениями возник вопрос, чем же объяснить отсутствие бокового роста у шаровидных верховых грибов, растущих на гребне упавшего ствола березы? Почему для стимуляции роста и развития его требуется повернуть ствол на 90° , дать грибу боковое положение? Вышеуказанные наблюдения позволяют уловить возможность каких-то, по-видимому, земных влияний на развитие древесных грибов, отличных от земного тяготения, величина которого в данных условиях неизменна и постоянна, и верховые и боковые грибы подвержены ему в равной степени. Верховой гриб отделен от земной поверхности толщиной ствола упавшего дерева. Грибы, растущие на боковой поверхности ствола, уже ничем не отделены от земли, расположены свободно и близко к ней. При поворачивании упавшего ствола дерева на 90° все условия остаются неизменными, устраняется лишь преграда, экран между грибом и поверхностью земли.

В последующих экспериментах мы стремились выяснить, действительно ли экранирование земной поверхности может задержать нормальное формирование гриба-трутовика. Мы поворачивали стволы упавших берез с верховыми грибами на 90° , а на земле под грибом помещали различные виды экрана: железные, стеклянные, пластмассовые пластинки,



Рис. 4. Разрастание верхового трутовика с образованием гимения в одну сторону (а) и в обе стороны в форме креста (б)

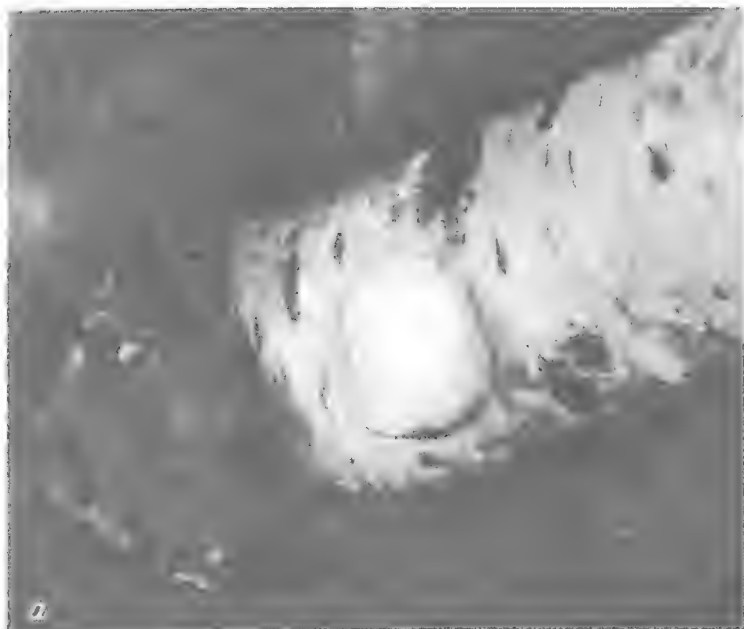


Рис. 5. Верховой гриб на березовом лежащем стволе (а) и тот же гриб после попертывания ствола на 90° через шесть-семь дней (б)

куски березы, покрытые корой, щепки (без коры), картон, бумагу, зеленые листья. Под одним и тем же грибом вид экрана можно было менять 2—3 раза. Наблюдения роста гриба над каждым экраном продолжалось не менее недели. Контролем служили неповернутые и повернутые без экранирования верховые грибы.

В первой серии из 10 экспериментов верховые округлые грибы были повернуты на 90° и тотчас же экранированы от земли обломками березы, покрытыми корой. В течение последующих четырех недель никакого изменения в форме грибов не произошло и нельзя было заметить развития гимения, хотя рост их (увеличение диаметра) продолжался (рис. 6). По истечении назначенного срока экраны были удалены и уже через три — пять дней гриб изменил круглую форму на овальную, начиналось образование гимения. Контрольные, неповернутые, верховые грибы за время опыта заметно не изменились, повернутые — метаморфизировали как обычно. Результаты первой серии опытов дали возможность предположить, что ствол дерева или его часть служат своего рода экраном для какого-то благотворного влияния земли, стимулирующего развитие трутовиков.

Во второй серии — 35 экспериментов — в качестве экранов были использованы различные материалы. Экраны из металла и стекла задерживали развитие верхового гриба, переведенного в боковое положение на стволе (рис. 7). После удаления этих экранов, а также в присутствии таких экранов, как картон, бумага, зеленые листья, рост и развитие гриба совершались беспрепятственно. В двух опытах в качестве экрана были применены куски дерева без коры, щепки. Задержки в развитии повернутых грибов в этом случае мы не видели, оно начиналось через 3—5 дней после поворачивания. Возможно, что экранирующее действие зависит от каких-то свойств коры дерева.

Существуют различные представления о механизме действия силы тяжести на растения. Одно время господствовало мнение, что под действием силы тяжести на нижних стенках клеток корня скапливаются крахмальные зерна — статолиты, служащие ростовым раздражителем. Эта гипотеза была обоснована фактическим материалом: на микрофотографии верхушки корешка кресс-салата (*Lepidium sativum*) хорошо видно размещение статолитов по нижней стороне клеток. Утверждают, что статолиты связаны с митохондриями и перемещаются за счет их "метаболической энергии" [44, 49]. Возражением против статолитной теории геотропизма служит указание, что в ряде растений статолиты не существуют, например в грибах.

Новая гипотеза Н.Г. Холодного возникла в 20-х годах нашего столетия после открытия стимуляторов роста — ауксинов [36]. Ауксины представляют собой низкомолекулярные вещества. К ним относят β -индолилуксусную кислоту, калий- α -нафтилфталамат [37], основную оксикислоту $C_{18}H_{32}O_5$. Ауксинам приписывают способность передвигаться по клеткам и тканям. Вскоре после открытия ауксинов была высказана мысль о возможном их участии в феномене геотропизма [36] и был произведен интересный эксперимент [34]: семена различных растений предварительно в течение 24 час. выдерживали в



Рис. 6. Повертывание ствола березы на 90° с одновременной подложкой под верховой трутовик обломка березы с корой

а – до повертывания; *б* – через две недели экранирования (средний гриб повернут без экранирования, нижний – не повернут)

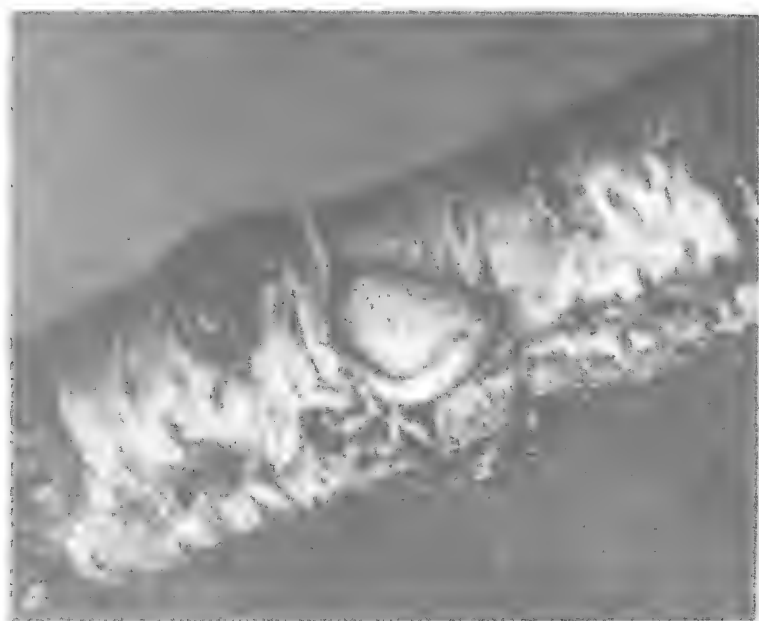
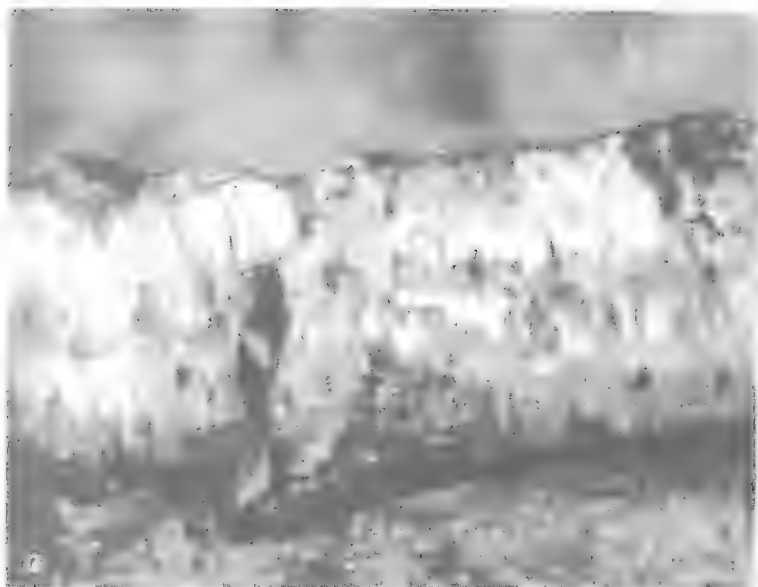


Рис. 7. Повернутый на 90° верховой трутовик (а); тот же гриб через неделю после снятия последнего экрана (б)

растворе ауксина, после чего исследовалась геотропическая реакция их проростков. При концентрации ауксина $1 \cdot 10^{-6}$ г геотропическая реакция была нормальной (корешки проростков росли вниз), при его концентрации $1 \cdot 10^{-5}$ г корешки проростков росли горизонтально, а при концентрации ауксина выше $1 \cdot 10^{-4}$ они росли вертикально вверх. Было также установлено, что ауксин, тормозя рост корня, стимулирует рост стебля [47].

Предполагают, что ауксин под действием силы тяжести перемещается к основанию стебля и располагается на нижней стенке клеток. При горизонтальном положении корня он должен, следовательно, тормозить рост на нижней поверхности корня, верхняя же будет расти быстрее, что и приводит к искривлению корня вниз. Количество ауксина, которое тормозит рост клеток корня, в то же время стимулирует рост клеток стебля, вследствие чего он изгибается кверху. Эти явления происходят в точках роста корня и стебля [47].

Механизм противоположного действия ауксина на клетки корня и стебля находит объяснение в способе соединения ауксина с ферментами, участниками процесса роста. Если ауксин присоединяется к ферменту в одном участке его молекулы, он тормозит его функцию, а если присоединение идет по двум участкам, то ауксин возбуждает ее [49].

Однако вопрос этот усложняется тем обстоятельством, что наряду с ауксином в тканях корня и стебля существует антиауксин — 2-О-дихлорфеноксисукусная кислота. Антиауксиновым действием обладают также гамма-фенилмасляная и транс-коричная кислоты. Кроме того, в феномене геотропизма, возможно, имеют значение и другие факторы: перераспределение под действием силы тяжести отдельных биохимически важных веществ, в частности ионов, причем скорость движения таких веществ может быть неодинаковой в разных направлениях, что приводит клетку в состояние поляризации. Не исключается и возможность действия других раздражающих веществ, кроме ауксина, и, наконец, участие биотоков [23]. Мы считаем, что основное значение в этом сложном механизме должны иметь, вероятно, активация и репрессия в системе ферментов, участвующих в синтезе белка и нуклеиновых кислот.

Все эти мнения интересны, но остаются пока гипотетическими. О силе тяготения, как и о механизме геотропизма, известно пока немного.

Силы земного тяготения, несомненно, регулируют направление роста высших грибов. Грибам свойственны как положительный геотропизм — развитие гимениального слоя под шляпкой, с обращенными вниз к земле трубочками, шипиками, порами, так и отрицательный — рост ножки и шляпки вверх.

Феномен геотропизма у трутовиков описан уже давно. Несколько позже было найдено, что трутовики (*Telephora*), выросшие на нижней стороне лежащего ствола, имеют обычный гимениальный слой. Если же этот ствол повернуть на 180° , трутовик окажется сверху, рост гимения у него прекращается. Однако в новом положении у гриба появляются отростки в обе стороны и на нижней поверхности их образуется новый гимений [49].

В рисунках обращает на себя внимание то обстоятельство, что новый гимений образуется на свободных краях гриба, не экранированных стволом дерева, а не непосредственно у места прикрепления гриба. Если сила тяжести является единственным агентом, активирующим рост гимения, то почему бы не образоваться гимению ближе к стволу, так как сила тяжести стволом не экранируется. Можно предположить, что развитие гимения зависит еще от какой-то силы, которая экранируется стволом. Представленный выше фотоматериал укрепляет это предположение и позволяет высказать следующие положения.

1. Растущие на гребне поваленного древесного ствола белые шарики, или желваки, представляют собой молодую или недоразвитую форму трутовика и могут иногда образовать лишь редуцированный не плодоносящий гимений в форме кольцевого наплыва.

2. Такие же верховые грибы на стволе, перемещенном на 90° , постепенно меняют свою форму, приближаясь к нормальному состоянию, и образуют гимений на нижней стороне плодового тела.

3. Такие же грибы после поворачивания на 90° и экранирования от земли стеклом, металлом, деревом с корой не развивают гимения, сохраняя первоначальную шарообразную форму. Экранирование же перевернутых на 90° грибов от почвы картоном, бумагой, листьями, деревом без коры не мешает стимуляции их развития.

Так как примененное в этих опытах экранирование не могло изменить силы земного тяготения, остается предположить, что помимо нее в активировании развития гимения у трутовых участвует и какая-то иная стимулирующая сила, одинаковая по направлению с земным тяготением и экранируемая стволом дерева, его корой. Эта гипотеза требует еще проверки, изучения. Экранирование этой силы стволом дерева и отличие ее от силы тяготения очень ясно следует из того факта, что находящийся вверху гриб принимает индифферентную форму шара, свидетельствующую об отсутствии внешних формирующих влияний, в том числе и геотропизма, хотя сила тяготения продолжает действовать беспрепятственно. Существование же этих влияний на форму гриба и развитие гимения подтверждается еще тем, что эти влияния можно устранить и при боковом положении гриба с помощью экранов, причем сила тяготения опять-таки сохраняет свое действие в полной мере. По-видимому, эта сила имеет более важное значение в жизни трутового гриба, чем геотропизм. Геотропизм лишь регулирует направление роста. Круг действия этой силы, возможно, ограничен трутовыми грибами.

Магнитное поле Земли постоянно и неизбежно воздействует на все живое. Его горизонтальная составляющая незначительна и колеблется в пределах от 0,3-0,4 э у экватора до 0,01 э у полюсов, а вертикальная от 0,6-0,7 у полюсов до 0 у экватора. В обычных условиях обнаружить какие-либо признаки действия земного магнетизма трудно, но можно двумя путями: или наблюдением, или устранением его действия, экранированием объекта действия. Наблюдение с компасом может показать, например, направление движения объекта или его роста. В ряде исследований ученые строили приборы, в которые можно было помещать мелких животных и наблюдать, какая сторона света их больше всего привлекает. Выяснилось, что, например, улитки и морские черви планарии предпочитают ползти на север, проростки семян у одних наблюдателей росли к югу [11], у других к северу [25]. Некоторые исследователи старались уловить связь между колебаниями земного магнетизма и некоторыми биологическими явлениями. Так, было обнаружено положительное влияние магнитных бурь на прилет насекомых на свет, на плодовитость тлей [25]. В некоторых экспериментах Курская магнитная аномалия оказала положительное влияние на жирность молока у коров [25]. Много экспериментов было посвящено изучению влияния небольшого добавочного магнитного поля, близкого по интенсивности к земному. В этих экспериментах также были получены свидетельства влияния слабого магнитного поля на рост растений, ориентацию голубей при полете и др. [25, 46].

В условиях экранирования земного магнитного поля кольцами Гельмгольца, толстостенными железными камерами и т.п. были получены положительные сведения о влиянии земного магнетизма на рост бактерий и другие биологические явления [25]. Экспериментальные исследования по изучению действия земного магнетизма нередко страдают серьезными недочетами, но полностью отрицать магнитные влияния на биосферу было бы неправильно.

Остановимся подробнее на работах по изучению влияния магнитного поля на растения. В большинстве работ авторы сообщают об ускорении роста главным образом культурных злаков в результате действия искусственного магнитного поля напряжением от 20 до 5000 э [48]. Созвучно с этими наблюдениями отмечено ускорение деления клеток в корешках лука, нарцисса [26]. В других исследованиях магнитное поле вызывало противоположный эффект — замедление деления

клеток [25], угнетение фотосинтеза [30, 31]. А.В.Крылову и его сотрудникам [11] удалось наблюдать, что корешки прорастающих семян кукурузы и пшеницы ориентируются в направлении к югу. Было бы интересно, если бы эти данные были подтверждены наблюдениями в полевых условиях.

Неопровержимые интересные доказательства этого влияния дает нам сама природа. Давно уже известно, что существуют так называемые "компасные" растения. К ним относится прежде всего латук степной — *Lactuca scariola* L. (syn. *L. serriola* L.), растение из семейства сложноцветных, растущее в сорных местах, по краям дорог, в полях, огородах и распространенное в европейской и азиатской частях Советского Союза [12] (рис. 8). "Компасными" свойствами обладают также растения южных стран — *Silphium laciniatum*, *Iris pseudocorus*. Совершенно изумительным образом все их листья расположены точно в плоскости меридиана, и по ним можно распознавать страны света. В тропиках существует дерево, которому приписывают свойство компаса. Возможно, что здесь идет речь о магнолии. Еще в 1888 г. Фехтинг сообщил, что "куст" магнолии в Базельском ботаническом саду служил ему в качестве компаса, так как его почки и цветы были точно изогнуты в направлении север — юг. По его мнению, это явление было вызвано "темными тепловыми лучами", поскольку светлая и темная стороны почек отличались по температуре на $2-4,5^{\circ}$ [52]. Несколько позже Хейдт [40] наблюдал "компасные искривления" молодых цветочных почек у магнолии: все верхушки почек были отклонены на 45° от вертикали и направлены прямо на север. Причиной этого феномена автор считает необычные метеорологические явления.

Если все эти наблюдения справедливы, то, очевидно, следует признать, что в растительном мире существует редкое качество — способность реагировать на магнитное поле Земли. В этих редких случаях листья и цветы растений, видимо, обладают каким-то оригинальным устройством для восприятия магнитных влияний и ослабленным гелиотропизмом.

Как оказалось, в мире грибов также можно обнаружить эту способность, которая обуславливает направление их роста на лесной почве.

Принято считать, что грибница разрастается в почве по кругу с радиусом до 20-30 м и более [48], образуя из плодовых тел "ведьмины круги" (кольца). Длина окружности такого круга при радиусе 20-30 м может составить до 200 м, число же грибов окажется не менее 400. Однако документировать путем фотографии круги диаметром 40 м затруднительно. Встретить в лесу "ведьмины круги" удастся не часто. По-видимому, к их образованию склонны немногие виды грибов — *Marasmius oreades*, *Lepista irina*, *L. naeva*, *Leucopaxillus giganteus*, *Gimnopilus spectabilis*, некоторые виды из рода *Pholiota*. Шампиньоны, растущие на открытых местах в тех же условиях, как луговые опята, "ведьминых кругов" не образуют. Вряд ли "ведьмины круги" свойственны микоризным грибам. Следовательно, такие образования грибов можно трактовать лишь как частное свойство некоторых видов, а не как общую закономерность.

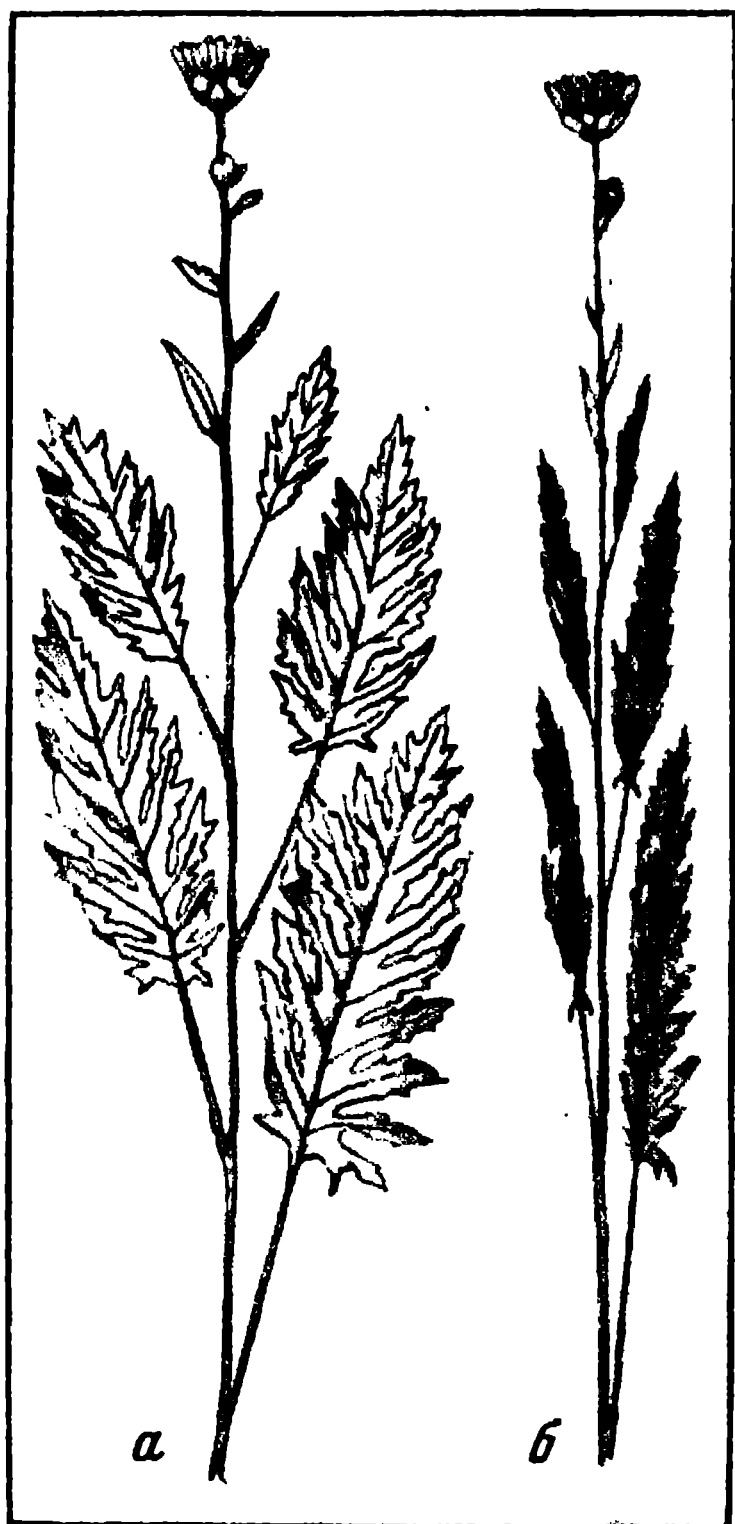


Рис. 8. Компасное растение *Silphium laciniatum*

a — вид с востока; *б* — вид с юга

Физиологическое и экологическое значение "ведьминых кругов" неясно. Получают ли члены такого круга какие-либо преимущества перед другими грибами, располагающимися кучками, рядами или в одиночку? Каждый "ведьмин круг" в свое время отмирает, а на следующий год на расстоянии 8-50 м от него вырастает новый. Это их свойство относят за счет "биологического ритма", присущего и другим живым существам.

В лесу сообщества грибов одного вида часто располагаются в форме прямолинейных рядов, тянувшихся иногда на несколько метров. Кроме рядовок, образование рядов для которых — их характерное свойство, такие ряды можно наблюдать у сыроежек, лисичек, белянок, мицен, чесночников, дож-

девилов и многих других. Часто с первого взгляда, особенно при изобилии грибов, кажется, что они растут беспорядочно, нестройными кучками, как будто толпятся, толкают друг друга. Но стоит внимательно присмотреться, и мы увидим в этих нестройных с виду кучках определенную упорядоченность, четкое закономерное расположение в форме нескольких цепей, направленных более или менее в одну сторону. В особенности ясно видна эта закономерность на фотографиях (в присутствии компаса) скоплений мелких грибов — мицен, маразмий и др. (рис. 9). Нами собран материал по закономерностям расположения грибов в их сообществах, содержащий более 500 фотографий. На фотографиях можно видеть, что члены многих грибных сообществ располагаются рядами. Это означает, что грибница таких грибов предпочитает расти в прямолинейном направлении и что из радиальной сетки мицелия [20] жизнеспособными и плодоносящими оказываются могут быть лишь немногие гифы.

Могут возникнуть возражения. Во-первых, можно ли считать, что члены одного ряда имеют общее происхождение и являются плодовыми телами одного мицелия? Не могут ли они происходить из разных грибниц, из разных спор? На это можно ответить указанием, что в большинстве случаев такие ряды имеют возрастную градацию: с одного края растет крупный старый гриб, следующие члены ряда постепенно

уменьшаются и на противоположном краю ряда растет совсем молодой гриб. Это свидетельствует об общности происхождения ряда и о постепенном нарастании гиф. Так могут расти мицены, говорушки, рядовки и другие грибы. Казалось, выделение рядов из большого скопления грибов может носить случайный характер. Однако на тех же фотографиях можно видеть, что расстояние между членами линейной цепочки грибов в продольном направлении значительно меньше (0,3—1 см), чем расстояние в поперечном направлении между представителями каждой цепочки (2,5—5 см).

Бесспорно, нельзя утверждать, что расположение рядами — общий закон для всех грибов. Такую закономерность мы наблюдали в отношении тех грибов, список которых представлен в таблице.

Хорошо известно, что существуют грибы одиночки, что направление роста грибницы в почве диктуется особенностями строения почвы, питательным субстратом и т.д., и поэтому искать закономерностей в случайных явлениях нет смысла. Ответом на эти возражения послужит представленный ниже материал наших исследований. Мы фотографировали семьи самых различных грибов (всех попадавшихся в виде ряда) в присутствии положенного рядом компаса и измеряли направление роста по странам света. Иногда мы использовали для измерений и группы из двух-трех грибов, в которых была ясно видна разница в возрасте. Всего выполнено 612 измерений. При обработке числового материала данные, отличающиеся друг от друга на 15° , объединяли, считая отклонение на эту величину в пределах ошибок роста самого гриба или зависящими от особенностей строения почвы. Весь материал распределен по семействам и родам, а там, где это было возможно, и по видам, и суммирован в таблице. Все измерения имеют соответствующую фотодокументацию.

В результате просмотра данных таблицы можно отметить, что направление по меридиану (север — юг) у 13 из 34 систематических единиц составляет 70—100%. В среднем по всему материалу оно наблюдалось в 62,9% случаях.

Интересно отметить, что в наиболее распространенных семействах — *Russulaceae*, *Strophariaceae*, содержащих в совокупности 204 измерения, средние данные в отношении направления роста север — юг мало отличаются, варьируя в пределах 50,0—85,7% и близки к средней величине по всему материалу (62,9%). Лишь в пяти систематических единицах — видах *Clavaria ligula*, *Coprinus* sp., *Amanita muscaria*, *Suillus grivillei*, *Tricholoma* sp. — направление роста грибов по меридиану было менее 50% — 28,6—44,4. Возможно, в этом проявляется какая-то характерная особенность этих групп грибов. Наивысшее число направлений роста грибов на север — юг — 80—100% — отмечается тоже у пяти родов — трубчатые, дождевики, подосиновые, рыжики, мокрухи — при небольшом числе измерений.

Заслуживает внимания также то обстоятельство, что направление роста на северо-восток и северо-запад в среднем оказалось одинаковым, составляя 15,8 и 15,5%. Можно думать, что эти направления одинаково мало привлекательны для грибов и обусловлены, вероятно,





Рис. 9. Направление роста грибов по странам света

а – *Myosena vulgaris* – мицена обыкновенная; б – *Leccinum aurantiacum* – подосиновик; в – *Armillaria mellea* – опенок настоящий; г – *Agaricus campester* – шампиньон; д – *Lycoperdon perlatum* – дождевик; е – *Russula consobrina* – сыроежка родственная; ж – *Lepista nuda* – рядовка фиолетовая



Окончание рис. 9.

Направление роста грибных рядов (в %) *

Семейство	Вид	Число изме- рений	Направление			
			север — юг	северо- восточ- ное	северо- запад- ное	восток — запад
Boletaceae	Leccinum auran- tiacum	11	81,8	18,2	0	0
	Boletus edulis	12	58,83	8,33	33,34	0
	Suillus luteus	6	50,0	16,7	0	33,3
	S.grevillei	8	37,5	25,0	37,5	0
Paxillaceae Свинуховые	Paxillus involu- tus	14	57,14	14,28	21,44	7,14
Gemphidaceae Мокруховые	Gompludus sp.	4	100,0	0	0	0
Hydropharaceae Гигрофоровые	Hygrophorus sp.	12	50,0	41,7	8,3	0
Tricholomota- ceae Рядовки	Clitocybe sp.	14	57,14	7,14	14,28	21,44
	Tricholoma sp.	14	28,6	21,4	35,7	14,3
	Armillariella mellea	10	70,0	20,0	10,0	—
	Mycena sp.	31	50,6	19,4	30,0	0
	Marasmius sp.	13	61,5	7,7	23,1	7,7
	Pleurotus ost- reatus	8	77,7	0	22,3	0
Amanitaceae Мухоморовые	Amanita musca- ria	52	44,23	25,0	19,9	10,87
	A.vaginata	12	58,3	8,3	16,7	16,7
Agaricaceae Шампиньоновые	Agaricus cam- pester	10	70,0	0	0	30,0
	Macrolepiota sp.	14	57,7	7,1	14,3	19,9
Coprinaceae Навозниковые	Coprinus sp.	9	44,42	11,3	33,32	11,13
Strophariaceae Строфариевые	Stropharia sp.	9	66,7	22,2	11,1	—
	Pholiota sp.	8	50,0	25,0	12,5	12,5
	Kuehneromyces mutabilis	10	7,0	20,0	10,0	0
	Nematoloma sp.	8	75,0	25,0	0	0
Cortinariaceae Паутинковые	Cortinarius sp.	39	72,0	0	23,0	5,0
Russulaceae Сыроежковые	Russula vera	67	71,6	14,0	13,5	0
	R.foetens	62	59,7	12,9	6,5	0
	Lactarius rufus	12	50,0	41,8	8,2	0
	C.deliciosas	21	61,9	28,6	9,5	0
	L.necator	7	85,7	14,3	0	0
Cantharellaceae Лисичковые	Cantharellus cibarius	30	53,3	23,3	20,1	3,3
Clavariaceae Рогатиковые	Clavaria ligula	7	42,9	42,9	14,3	0

Семейство	Вид	Число изме- рений	Направление			
			север — юг	северо- восточ- ное	северо- запад- ное	восток — запад
Hydnaceae Ежовиковые	Hydnuw repa- dum	15	81,7	7,15	11,5	0
Ascomycetes Сумчатые	Leotia sp.	6	66,6	0	34,4	0
Lycoperdaceae Дождевиковые	Licoperdon sp.	20	90,0	5,0	5,0	0
Miscellaneae Смешанная группа	—	37	75,8	2,6	19,0	2,6
Итого		612	62,9	15,8	15,5	5,8

* Иллюстрацией закономерности, представленной в таблице, служит рис. 9.

случайными причинами. Направление роста на северо-восток и северо-запад наблюдается в очень небольшом числе грибных сообществ.

В отношении отклонения от меридианного направления на запад или на восток можно сказать, что в некоторых группах чаще встречается отклонение на запад (шампиньоны, навозниковые, паутинниковые и др.), в других — на восток (сыроежки, лисички, строфарии, рогатиковые и др.). В среднем эти отклонения выравниваются и каждое из них встречается в 5 раз реже направления на север — юг.

Итак, рост плодоносящих грибов часто направлен по меридиану, другие же направления значительно более редки. По-видимому, их можно рассматривать как отклонения от основного направления, вызванные внешними причинами — особенностями структуры почвы, случайными препятствиями в виде корней, пней, неплодородными участками, каменистыми конкрециями и т.п.

Какие же силы заставляют мицелий тянуться в направлении с севера на юг? Нам кажется, что это может быть связано с постоянным магнитным полем Земли.

Вышеизложенные наблюдения о направлении роста грибных рядов требовали проверки экспериментальным путем. В первой серии экспериментов мы старались нарушить естественное распределение магнитных линий с помощью кусков железа или небольших постоянных магнитов. Эти предметы мы располагали на почве или слегка закапывали с таким расчетом, чтобы стрелка компаса отклонилась от естественного положения на восток или на запад на 75-90°. Закладку мы производили обычно на запад или восток на расстоянии около 50 см от того конца цепочки грибов, где росли наиболее молодые члены семьи. Мы избирали такое время для закладки, когда рост плодовых тел был в самом начале и была заметна тенденция к удлинению грибной цепи.

Исходное направление роста избранной группы грибов находилось обычно в плоскости меридиана или близко к ней. Если закладка железа или магнита оказала бы свое действие на рост грибов, то последующие члены семьи должны были бы появиться в восточном (или западном) направлении.

Первые опыты были выполнены на семьях ложных опенков. Уже через два-три дня после закладки железных кусков в одной группе грибов направление роста грибов заметно изменилось к востоку. Во второй группе таких же грибов при изменении направления силовых линий прироста грибов к начальной группе их не произошло.

В четырех последующих экспериментах на том же виде грибов, построенных цепочкой с направлением север — юг, изменение магнитного поля было выполнено путем закладки магнитных полосок. Влияние этого изменения явно выразилось в перемене направления роста цепи грибов с север — южного на восточно — западное, что было обнаружено через четыре—пять дней после начала опыта.

Ниже приведены результаты изложенных опытов с указанием величины отклонения в направлении роста грибов от начального, север — юг:

Номер опыта	Направление через неделю после закладки	Отклонение, градус
1	Север — юг	0
2	Северо-восток	45—90
3	Восток	90
4	Северо-восток, восток	45—90

Далее, примерно в подобных же условиях с закладкой магнитов по вышеуказанному способу были проведены три эксперимента на растущих рядах мелких грибов из класса сумчатых — *Cudonia circinans*. Это — сапрофиты, живущие в еловых лесах. До начала опыта их ряды были прямолинейны и направлены с севера на юг. После закладки магнитов, через три-четыре дня можно было наблюдать в одной цепи грибов, где магнит был заложен против северного конца ее, прирост грибов в направлении к заложенному магниту, на запад. В двух других цепях магниты были заложены против южных концов грибных рядов: в этих двух опытах прироста грибов на южном ее конце не было.

Еще один опыт был проведен с группой рогатиков — *Clavaria flava*. Через неделю после закладки магнита у северного конца этого грибного ряда линия роста грибной цепи изменилась в сторону магнита к востоку с прибавлением новых молодых рогатиков.

Летом 1972 г. условия для произрастания грибов в Подмосковье были очень неблагоприятны, и нам удалось выполнить лишь четыре эксперимента с лисичками (рис. 10). Все четыре группы лисичек были очень молодыми, и каждая из них состояла из двух — четырех грибов. Начальное направление роста в трех группах было по меридиану, четвертая группа представляла собой просто кучку из трех маленьких лисичек. После закладки магнита в западном направлении уже через два дня можно было констатировать появление нового гриба в поперечном по отношению к исходному направлению, именно в западном, или,



Рис. 10. Лисички

а — начальное положение; *б* — через два-три дня после закладки магнита в западном направлении от цепи

проще говоря, в направлении к магниту. В трех группах грибов прибавилось всего по одному грибу. Четвертая группа лисичек вначале состояла из трех теснорасположенных грибов, после закладки магнита на второй день в северном направлении появились еще два гриба, в последующие дни (на третий-четвертый день) выросла цепочка грибов в направлении к магниту. По-видимому, появившиеся на второй день после закладки магнита плодовые тела сформировались еще до закладки магнита и именно в северном направлении от начальной кучки. После закладки магнита новые грибы выросли уже в западном направлении.

Все изложенные выше эксперименты показывают, что, видимо, растущий конец мицелия в цепях грибов направлен к северу и что под влиянием изменения в направлении силовых магнитных линий происходит соответствующее изменение в направлении растущей цепи грибов и не изменяется направление цепи, закончившей рост, или при закладке магнита на южном конце цепи.

В заключение этого раздела необходимо указать, что число проведенных нами экспериментов еще недостаточно для неопровержимого доказательства тезиса о влиянии слабого магнитного поля Земли или о возможности с помощью слабых источников магнитных сил изменить направление роста грибов, растущих рядами. В то же время обращают на себя внимание довольно стройные и согласные результаты во всех опытах, позволяющие сделать положительный вывод.

Нам кажется важным также сказать, что в описанных экспериментах не было замечено влияния магнитного поля на производительность мицелия, не было стимулирования роста плодовых тел в количественном и качественном отношении. Речь шла здесь только о влиянии магнитного поля на направление роста грибницы, иначе говоря, на такой феномен, который уже прочно установлен для некоторых видов "компасных" растений. Это влияние, этот феномен в известной степени созвучен с явлениями геотропизма. Возможно, что и механизмы, лежащие в основе этих феноменов, близки по своему существу.

Грибы водятся не во всяком лесу. В некоторых лесах можно встретить только скудный набор сыроежек. Самый грибной лес — смешанный, состоящий из лиственных деревьев — берез, дубов — и хвойных — елей и сосен. Лучше всего, если березы не моложе 30—40 лет, а ели и сосны еще молодые. Войдя в такой лес во второй половине августа, через один-два дня после дождя, можно встретить изобилие грибов. Первое впечатление — грибы растут без всякой закономерности, теснятся, мешая друг другу. Однако в их росте, размещении существует порядок: многие грибы, в том числе белые, растут семьями и в этих семьях они стоят рядами с приблизительным направлением по меридиану.

Возможно, земное магнитное поле выполняет регулирующую роль, наводит порядок в размещении грибов в лесу, располагая их стройными шеренгами параллельно меридиану. Видимо, этим объясняется отсутствие встреч грибов разных видов, более рациональное использование почвы в смысле питания. В самом деле, в семье одного вида грибов, как правило, никогда нельзя встретить представителей других

видов того же рода и тем более представителей других родов. Нельзя забывать, что некоторые виды грибов предпочитают расти в одиночку.

Мы не знаем, что сказать о "компасных" растениях, но в отношении грибов магнитное поле Земли, возможно, несет положительную функцию, внося порядок в, казалось бы, хаотическое размещение разных видов на поверхности Земли.

Каков же механизм действия магнитного поля Земли на направление роста грибов? Никаких фактов для ответа на этот вопрос нет. Можно лишь высказать предположение, что в конечных клетках мицелия существуют какие-то магниточувствительные и в то же время стимулирующие рост вещества, скопляющиеся на северном конце клетки. Таким веществом мог бы быть ферредоксин. Это вещество — низкомолекулярный белок-фермент, содержащий от трех до восьми атомов железа на молекулу. Он распространен в особенности среди бактерий, принимает участие также в фотосинтезе, необходим для фиксации молекулярного азота в клубеньковых бактериях, служит важным переносчиком электронов в процессе биологического окисления [30]. Вместе с тем он обладает ферромагнитными свойствами и может накапливаться в концевых клетках мицелия грибов, если он существует в них. Есть сведения, что механизм действия магнитного поля заключается в изменении проницаемости мембран в клетках растений [8]. Но он может быть и другим, какого мы еще и не представляем.

Здесь следует указать, что исследования механизма действия магнитного поля на молекулярном уровне дали пока неясные результаты [29, 30]. Так, было выяснено, что магнитное поле напряжением 80 — 100 э снижает интенсивность свободного окисления, задерживает синтез АТФ, тормозит активность митохондриальных ферментов. Очевидно, магнитное поле в этих исследованиях оказало отрицательное действие на обменные процессы. Физико-химический анализ возможного действия постоянного магнитного поля на парамагнитные вещества клеток — кислород и свободные радикалы — доказывает малую эффективность этого действия.

Природа, создав "компасные" растения и обеспечив грибам свойство расти линейными рядами в определенном направлении, близком к меридиану, дает нам возможность убедиться, что слабое магнитное поле Земли может оказывать действие на некоторые живые существа.

Как сказано выше, в грибах существует система коротких оригинальных ответвлений от главного пути метаболизма, которые завершаются образованием конечных неизменяемых продуктов биосинтеза, значение которых для гриба не всегда ясно, неизвестно или отсутствует. Вместе с тем в них, вероятно, присутствует и некоторая система оригинальных устройств для восприятия силы земного тяготения, магнетизма. Связаны ли как-нибудь эти две системы? Исходя из принципа единства жизненных процессов в клетке, следует думать, что такая связь существует.

Среди грибов можно встретить удивительные по красоте и гармонии формы. Некоторые из них описаны в литературе один раз и больше их не видели. Все же и теперь в лесу можно найти не только редкие грибы, но и новые, не описанные еще формы, иногда поразительные по своей оригинальной структуре. Наиболее интересные грибы, которые нам удалось в разное время найти в лесах Подмосковья, приведены ниже:

Clitocybe infundibuliformis (Fr.) Quél. Гриб-воронка, говорушка ворончатая, напоминающая древнегреческий сосуд. Шляпка 8-10 см, воронковидная с горизонтальными краями, небольших размеров. Кожица светло-желтого цвета, сухая, мелкочешуйчатая. Пластинки низбегающие, белые, узкие. Ножка одного цвета со шляпкой тонкая, прямая, стройная, 3 x 0,5 см (рис. 11).

Tricholoma columbetta (Fr.) Quél. Гриб — лебединая шейка, рядовка голубиная. На рис. 12,а — обычная форма этого гриба. Он имеет выпуклую шляпку около 4 см в диаметре, приросшие к ножке белые частые пластинки, полую цилиндрическую белую ножку (3 x 0,7 см). На рис. 12,б тот же гриб, принявший удивительную форму. Ножка в нижней половине уродливо утолщена (до 4 см), в верхней половине она тонкая — 1 см толщины, изящно изогнута, имеет соответствующую своим размерам белую шляпку.

Coprinus niveus Fr. Грибы-колокольчики, белоснежки, навозник белоснежный. В них поражает изящество и нежность, воздушность конструкции с правильными, точными и чистыми линиями, с совершенно одинаковыми размерами белых шляпок: высота 3,5 см, диаметр основания 4,5 см, ножка тонкая, светлая 0,4 x 6 см (рис. 13).

Lactarius necator (Fr.) Karst. Гриб-веретено, чернушка. Уникальная форма пластинчатого гриба-чернушки. Его шляпка в процессе роста изогнулась в форме воронки, закрутившись вокруг тонкого сухого обломка от ствола орешника. Этот ствол лежал точно по диаметру шляпки гриба и одним краем (северным) шляпка тесно оплела стволик, остальная часть шляпки завернулась в форме конуса. Так, вероятно, возникло это удивительное образование, красивое, поражающее чистотой и правильностью геометрической формы (рис. 14). Интересно отметить, что закрученный гриб сохраняет свою форму, благодаря тургору. После осторожного взятия гриба он вскоре начал развора-

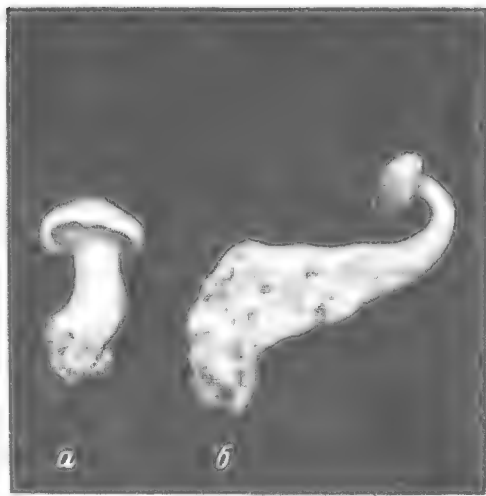


Рис. 11. *Clitocybe infundibuliformis* – говорушка ворончатая

Рис. 12. *Tricholoma columbetta* – рядовка голубиная
а – обычная форма; б – измененная форма

чиваться. Наша находка показывает, что, возможно, грибы обратимо способны реагировать на прикосновение.

В связи с этим наблюдением возникла мысль о возможности экспериментально воспроизвести этот природный феномен. На шляпки взрослых грибов-чернушек, валуев, сыроежек, белянок были положены в диаметральной направлении стволики орешника, один конец которых обычно был воткнут в близлежащую кочку, второй же оставался свободным и слегка был придавлен небольшим куском дерева. Многие из этих экспериментов кончились неудачно из-за дождя, разрушения гриба насекомыми и т.д. В части экспериментов удалось увидеть поднятие свободных краев шляпки в форме крыльев бабочки у белянок и начало закручивания шляпки вокруг одного конца стволика у чернушки и сыроежки. Следовательно, плодовые тела базидиальных грибов способны реагировать на прикосновение твердого тела изменением формы шляпки, закручиванием вокруг лежащего на нем стволика (рис.15).

Обрастание препятствий – сучков, стебельков – у пластинчатых грибов еще никому не удавалось видеть. Принято считать, что оно свойственно лишь семейству трутовых грибов *Polyporaceae*. Например, плодовые тела *Telephora terrestris* Ehrh. et Fr. часто бывают проткнуты прутьями и ветками ягодных кустиков черники [48]. На самом деле в этом явлении не прутья протыкают гриб, а гриб обрастает встречное препятствие. Шляпка этого гриба волокнистая, темно или красно-коричневая, покрыта волосками, похожа на розетку или

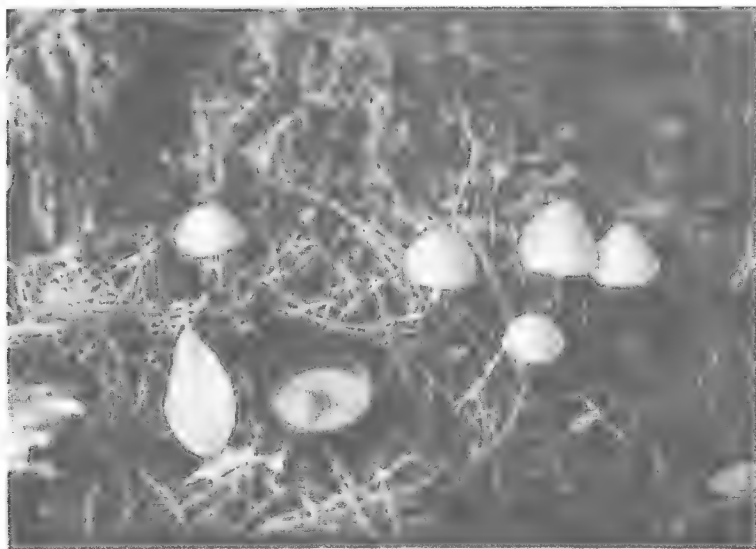


Рис. 13. *Coprinus niveus* – навозник



Рис. 14. *Lactarius piceator* — чернушка



Рис. 15. Реакция шляпки пластинчатых грибов на прикосновение в эксперименте
 а – *Laktarius pubescens* – поднятие краев шляпки в форме крыльев; *Russula glosea* – начало закручивания (б) и смыкание краев шляпки (в) вокруг стволика орешника

плоскую воронку. Почкообразные лопасти гриба книзу соединяются в один ствол. Нижняя поверхность шляпки несет кожистый плодовый слой.

По-видимому, пластинчатые грибы способны под влиянием длительного внешнего раздражения прикосновением изменять свою форму, а не только просто обтекать препятствие, как трутовики.

Еще одно наше наблюдение свидетельствует, что обтекание препятствий – сучков – свойственно не только трутовым и пластинчатым, но и сумчатым грибам (рис. 16): гриб *Leioitia lubrica*, обтекая прутик, разделился на две части, которые далее росли самостоятельно, не срастаясь, но тесно прилегая друг к другу. Приходится признать, что обрастание препятствий – общее свойство грибов.

Grifola umbellata (Pers ex Fr.) Pilát. Syn. *Polypilus umbellatus* (Fr.) Bond. et Sins. Капуста цветная. Гриб похож на сложное соцветие (рис. 17). От общей короткой и толстой ножки (1 × 2 см) темного цвета отходят ветви первого порядка 2 см длины и 1,5 см толщины, от них в свою очередь ответвляются ство-



Окончание рис. 15

Рис. 16. Обтекание сучка *Leotia lubrica*



лики второго порядка длиной 3–5 см, толщиной 1,0–1,3 см и, наконец, вырастают ветви третьего порядка, 2–3 x 0,7 см.

Ветви первого порядка заканчиваются широкими темно-серыми шляпками, образуя нижний этаж отдельностей. Ветви второго и третьего порядков тянутся вверх и тоже заканчиваются шляпками меньшего размера, чем нижние. Диаметр шляпок составляет 1–4 см. Нижние шляпки расположены горизонтально, средние наклонно, а верхние вертикально, наружной стороной к востоку. Шляпки ветвей

второго порядка занимают верхнее положение, а шляпки третьего порядка вставлены в промежутки между шляпками второго порядка. Все они имеют широкое воронковидное углубление в центре и неправильные извилистые края. Поверхность их влажная, серая, с темными прижатыми чешуйками, радиальнополосатая. Гименофор белый, пористый, нисходит на ветви (ножки) шляпок.

В наших лесах этот гриб встречается крайне редко. Капустные головки растут обычно вблизи старых берез и располагаются в виде ли-



Рис. 17. *Grifola umbellata* – капуста цветная

нейного ряда в два-три члена с направлением на север. Он описан в книге Е.П.Шереметевой (для Московской области [26]) и не упоминается у Г.И.Сержаниной и Л.А.Лебедевой [12, 20].

Lycoperdon pusillum Schum. ex Pers. Дождевички — хамелеоны (рис. 18). Эти грибы представляют собой мелкие сидячие шарики красивого желтого (или красного) цвета, диаметром 4—10 мм. Наружная оболочка гриба экзоперидий состоит из микроскопических шипиков, внутренняя — эндоперидий — желтого (красного) цвета, как и внутреннее пастообразное содержимое шариков — глеба. Уже через несколько часов после нахождения или на другой день грибы, остававшиеся на своем месте, меняли свою окраску, желтые — на бурую, красные — на желтую и бурую. После созревания на верхушке грибков появляется отверстие для вылета спор. Споры — бурые. Грибы селились на старом березовом пне. В первый год наблюдения они имели красный цвет, в два последующих года окраска их была желтая. По внешнему виду и внутреннему строению обе формы были идентичными, но могли принадлежать к разным модификациям. По всем признакам они близки к весьма изменчивому виду *Lycoperdon pusillum* иначе называемому *L. polymorphum* (Vitt), имеющему красный эндоперидий. Этот вид дождевика описан ранее [48]. Согласно другому описанию, его следует отнести к виду *Lycoperdon umbrinum* Pers. По внешнему виду эти грибы очень похожи.

Для сравнения на рис. 19 представлены истинные дождевики вида *Bovista plumbea* Pers. — свинцовая порховка.

Stropharia aeruginosa (Quèl.) Fr. Строфария. Этот гриб часто встречается осенью в лесах Подмосковья. Он замечен благодаря своей оригинальной сине-зеленой окраске. Относится к грибам с частым покрывалом, остающимся в форме украшения как белое колечко на ножке (рис. 20). Шляпка плоская или выпуклая, диаметром 3-8 см, слизистая, с беловатыми хлопьями, пластинки приросшие, такого же цвета, но, как шляпка, к зрелости становятся фиолетовыми. Ножка 1-2 × 4-10 см, цвета шляпки, цилиндрическая, выше кольца голая, ниже чешуйчатая. Споры эллипсоидные, буро-фиолетовые.

Нами обнаружена случайная модификация (своеобразное уродство) этого гриба. У нашего экземпляра шляпка полукруглая, 5 см в диаметре, слизистая, серо-фиолетовая, мясистая. Пластинки приросшие, фиолетовые, покрывало частично сохранено. Ножка синеватая, 2,5 × 5 см, книзу утолщается, слизистая, гладкая, без чешуек, колечко на ножке приросло к шляпке. На рис. 20 видны отличия этих двух форм гриба, показывающие его изменчивость.

Phallus impudicus Pers. Веселка обыкновенная. Этот гриб относится к порядку *Gasteromycetales* (гастеромицеты), семейству *Phallaceae*. Все грибы этого семейства не имеют настоящей шляпки, которую им заменяют ситообразное колокольчатое устройство на вершине ножки. В его петлях содержится слизистая глеба, производящая споры. От обычной веселки, приводимой в атласах, наш подмосковный экземпляр (рис. 21) отличается удлиненной эллипсоидной головкой, 2,8 × 4,8 см,



Рис. 18. *Lycopodium pusillum* — дождевики



Рис. 19. *Bovista plumbea* — дождевики



Рис. 20. *Stropharia aeruginosa*
 а — обычная форма; б — строфария
 сине-зеленая (модификация)

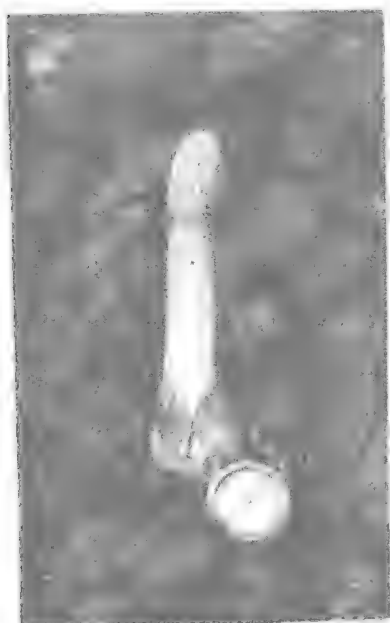


Рис. 21. *Phallus impudicus* Pers—
 веселка обыкновенная. Редкая форма

гладкой, непетливой, стройной ножкой (4-5 × 12 см), двухраздельным основанием, большим сходством с фаллусом.

Мы описали грибы, встреченные нами в Подмосковье, отличающиеся от обычных форм. Ниже приведено описание нескольких особенно красивых и оригинальных видов, редко встречающихся в природе: некоторые из них заслужили по справедливости название грибов-цветов [48].

Anthurus archeri (Beck, 1860) Ed. Fishcer, 1886. Гриб-каракатица. Сначала он существует наполовину в земле, как грушевидное серое образование, затем быстро распускается, выбрасывая ветви в форме щупалец, 1,5-4,8 × 2-9 см, розового цвета, затем краснеющие, с запахом падали (рис. 22,а).

Clathrus ruber (Michelli, 1729) ex Pers, 1801. Гриб-решетка. Вначале это просто шарик, похожий на дождевик, коричневого цвета. Затем шарик лопається и из него вырастает оригинальное образование красного цвета в форме сплетенной сети с крупными петлями, величиной с яблоко, 5-10 × 6-12 см. Внутри содержится вязкая споровая масса (рис. 22,б).

Clavulina amethystina (Fr.) Donk, 1933. Грибы-кораллы. Очень короткая ножка гриба дает множество отвесно стоящих ветвей первого порядка, которые ветвятся еще 2-3 раза. Великолепного фиолетового цвета, при высыхании желтеет, очень ломкий. Растет на мшистых, травянистых местах осенью.

Ramaria ochraceovirens (Yunghuhn) Donk. Желто-зеленые кораллы. Плодовое тело гриба высотой 2-4,5 см, шириной 2-3 см. Ножка белая, короткая, ветви оливково-зеленые.

Aseroe rubra. Гриб-цветок. Он напоминает морские "розы" — анемоны. Его толстая ножка заканчивается светло-красным диском, от которого во все стороны радиально отрастают около 20 красных руч-щупалец. В середине диска находится отверстие с чернеющей глебой. Гриб найден в Бразилии и на о-ве Ява.

Colus hirudinosus. Гриб-фонарик. Имеет толстую ножку, от которой вверх поднимаются шесть-семь ветвей раздельных, но затем наверху снова срастающихся. Похожий на него гриб *Collonaria* (Laternea) *columnata* выпускает из яйцеобразного основания от трех до пяти красных ручек, срастающихся наверху. Гриб имеет одуряющий кисловатый аромат.

Simblum sphaerocerphalum. Круглоголовка. Красноватый или желтоватый шарик, содержащий внутри споровую массу, образует около 20 красивых, многоугольных петель, составляя решетку.

Kalchbrennera corallocerphala. Коралловая головка. Головка укрепле-на на длинной пустотелой ножке. От толстых решетчатых "балок" от-ходят отростки редкой красоты, похожие на кораллы, между ними видна темная глеба.

Грибы — стаканчики, рюмки, язычки.

Очень изящны по своей конструкции, некоторые представители из класса сумчатых грибов: охристо-коричневые или красные рюмки 1—

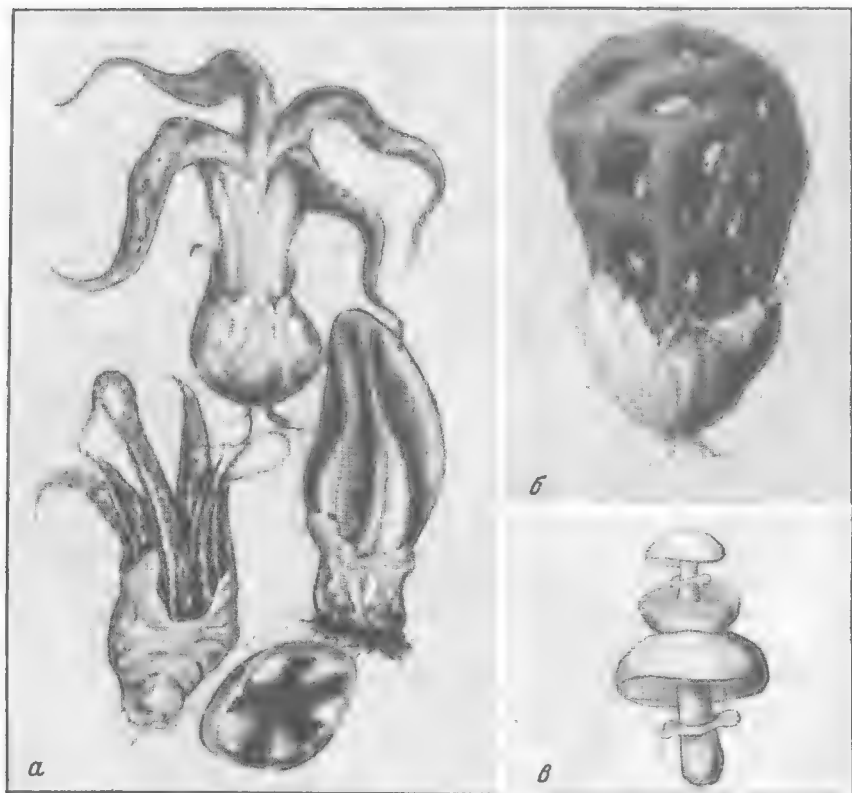


Рис. 22. Редкие формы грибов [48]

а — *Anthurus archeri* — каракатица; б — *Clathrus ruber* — решетка; в — *Agaricus campester* Fr. — шампиньон; г — *Ganoderma resinaceum* — трутовик

2 см — *Georxys carbonaria* (Alb et Schw ex Fr.) Sacc; оранжевые стаканчики сидячие, без ножки — *Peziza aurantiaca* Müll; зеленые земляные язычки — *Microglossum viride* (Pers. ex Fr.) Gill. Их светло-зеленые или оливково-зеленые листовидные шляпки размером 0,3—0,8×2—3 см вырастают на серо-зеленом слизистом цилиндрическом корешке, покрытом чешуйками.

Myriostoma coliforme (Dicks ex Pers) Gorda, порядок Lycoperdales, семейство Geastraceae. Гриб вырастает из почвы в виде шарика диаметром 4—5 см, с темно-коричневыми чешуйками. При созревании он расщепляется на семь-десять лопастей, сильно изгибающихся книзу и поднимающих вверх охристо-серый эндоперидий (внутренний шарик). На верхней стороне последнего находятся несколько отверстий диаметром 1—3 мм, придающих грибу вид сита. Снизу он поддерживается большим числом столбиков (коллонада). Обращает внимание симметрия в строении гриба. Очень редкий гриб, найден в ГДР, Англии, Северной Америке.

Ganoderma resinaceum Boud. Гриб-трутовик. Достигает больших размеров, 25×51 см. Несмотря на некоторую неправильность формы, в ней наблюдается большая степень совершенства и красоты благодаря двухсторонней (зеркальной) симметрии. В мире грибов этот вид симметрии встречается очень редко и притом лишь среди трутовых грибов и "земных звезд" (рис. 22, г).

Следует заметить, что грибам свойственна подвижность формы, ее сильная изменчивость. К факторам, вызывающим значительные изменения формы грибов, относится, например, отсутствие света: опенок изменяет свою форму в темноте, ножка его становится длинной и тонкой, шляпка сильно уменьшается. Пилолистник (*Lentinus*) в темноте превращается в уродливое образование, мало напоминающее нормальную форму гриба. Длительный дождь также может вызвать изменения формы грибов [48]. Все же часто приходится видеть разнообразные изменения формы грибов, о причине которых трудно догадаться. На рис. 22, в изображена уродливая модификация шампиньонов (*Agaricus campester*), выросших друг на друге в три этажа. Важно заметить, что все три гриба имеют нормальную форму и хорошо развитый гимений, в том числе и средний гриб, с гимением, обращенным вверх, к солнцу, против силы земного тяготения. Этот гриб служит противоречием той закономерности, что развитие гимения у них обусловлено положительным геотропизмом. В этом случае средний гриб для развития гимения воспользовался, очевидно, отрицательным геотропизмом. Это, конечно, не норма, не закономерность, а случайное редкостное уродство.

Как образуются срастания грибов? Известно, что наиболее часто грибы срастаются основаниями ножек. Это можно объяснить множественным переплетением гиф в почве. Труднее объяснить другие виды срастания. Считают, что "уродство", изображенное на рис. 22, в, возникает в результате чисто механического надавливания еще в почве растущей шляпки нижнего гриба (подвоя) на основание ножки оказавшегося над ним более молодого гриба (привоя). При дальнейшем росте подвоя верхний грибок будет вынесен наружу и окажется стоя-

щим на нижнем грибе [4]. Есть наблюдения, что во влажную погоду белые грибы легче срачиваются. Для выяснения вопроса об условиях, возможностях и механизме срачивания грибов необходим эксперимент. Летом в лесу нами была проведена первая серия таких экспериментов.

В центре шляпки молодого гриба соскабливали кожицу и присаживали ножкой грибы разного возраста того же вида или других видов, родов и даже семейств. Шляпка верхнего гриба придавливалась небольшой тяжестью, причем освещение гриба по возможности не устранялось полностью. Наблюдения продолжались в каждом опыте три—шесть дней. В опытах с особями разных видов одного рода (например, *Russula*) срачивание не происходило. Лишь в случаях соединения особей одного вида, например *Clitocybe infundibuliformis*, можно было заметить, что привой долгое время остается свежим, хотя рост его был слабым. В этих опытах сращение, если оно было, оказывалось очень рыхлым. Лишь в двух-трех опытах сращение оказалось более плотным (рис. 23). По-видимому, "теория надавливания" Н.П. Кренке здесь получает подтверждение [4].

Таким образом, на примере грибов можно видеть, какие удивительные сооружения воздвигает природа. Грибные гифы — тонкая нить из расположенных в один ряд клеток, в которых заложена богатая информация, которая претворяется в жизнь в форме плодовых тел грибов — их органов размножения. По внешнему виду эти тела разнообразны, хотя состоят всего-навсего из переплетения гиф. Даже гимений (у базидиомицетов) представляет собой несколько модифицированные кончики гиф, но содержит также и специализированные (защитные и др.) клетки — цистиды, базидиоли.

Несмотря на кажущуюся простоту и однородность строения гиф, на самом деле они обладают совершенно различными у различных видов свойствами. Об этом можно судить в особенности по так называемым побочным путям обмена веществ, которые необратимо заканчиваются образованием специфичного для данного вида гриба вещества — лимонной кислоты, ионона, мускарина и т.д. Эти конечные продукты в неизменном состоянии накапливаются в клетках плодового тела гриба и создают особые оригинальные его качества — вкус, запах, окраску. Они не принадлежат к абсолютно необходимым веществам и в обмене веществ гриба не участвуют; некоторые из них относятся, возможно, к реликтовым путям, унаследованным от протобионтов в те далекие времена, когда возникал симбиоз первичных клеток с митохондриями, когда могли существовать митохондрии (*in statu nascendi*) различной степени совершенства.

Вследствие отсутствия дифференциации клеточного состава гиф они обладают, вероятно, и определенным компендиумом свойств живой материи, которые впоследствии у высших организмов распределяются по разным видам клеточных систем. Вероятно, по этой причине грибы оказываются чувствительными к прикосновению. Это мы видим на примере чернушки, завившейся вокруг препятствия. Вероятно, этим объясняется и способность грибов к реакциям на геомагнетизм,

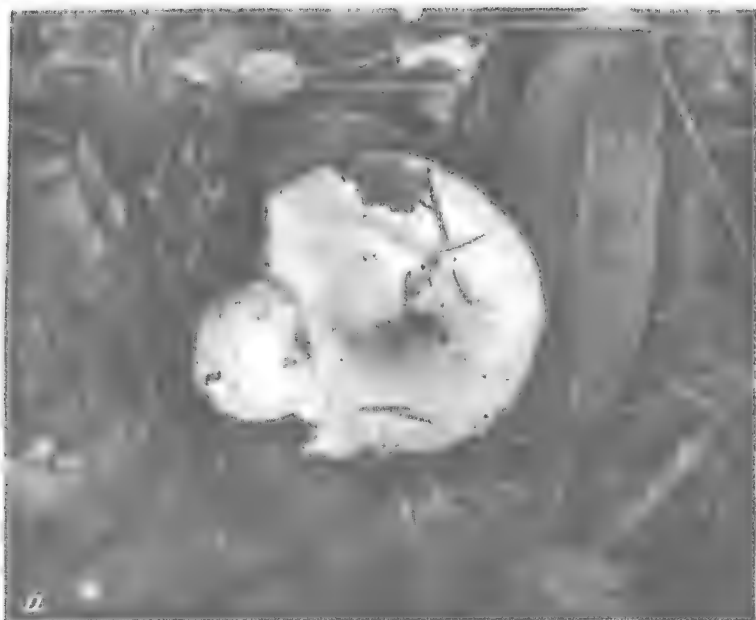


Рис. 23. Сращение грибов

а – боковое (*Russula vesca*) ; *б* – центральное (*Clitocybe infunduliformis*)

на тяготение. И тот и другой круг реакций, описанных выше, вероятно, выработались в процессе эволюции и служат каждый для своих целей: первый для рационального расселения грибов по поверхности Земли, второй для более успешного распространения спор.

Не у всех видов грибов проявляется вся заложенная в них обширная информация. Какая-то часть ее может оставаться скрытой, в потенции и может проявиться при подходящих условиях под воздействием внешнего индуктора. Таким индуктором на примере чернушки послужил просто ствол орешника. Хорошей иллюстрацией многообразия свойств грибов служит существование хищных грибов. Они представляют собой красиво ветвящиеся гифы, живущие в почве, навозе и т.п. и относящиеся к порядкам Zoopagales, Moniliales. Эти грибы обладают способностью ловить мелких почвенных животных — амеб, червей-нематод. Простой способ ловли мелких животных состоит в выделении липкого вещества на поверхности гиф, к которой приклеивается случайно передвигавшаяся мимо амеба. Гриб тотчас начинает высасывать содержимое амебы специально выпущенной для этой цели присоской. Грибы из порядка Moniliales пользуются более сложными приспособлениями — "сетями" и ловят нематод. Гифы этих грибов несут на себе множество маленьких колец, образующихся каждое из трех вытянутых клеточек. Как только нематода, протискивающаяся между частицами почвы, случайно попадает в такое кольцо, необычайно быстро, в течение 0,1 сек., оно сжимается благодаря набуханию клеток, и нематода не в состоянии из него вырваться: гриб высасывает ее содержимое [5, 21]. Здесь мы встречаемся с примером высокой чувствительности грибов к прикосновению. И эта чувствительность присуща не только хищным гифам Zoopagales и Moniliales, но и высшим пластинчатым грибам: чернушка тоже образует сжимающее кольцо вокруг стволика, как хищный гриб вокруг нематоды. Этим подтверждается тезис о том, что простым недифференцированным гифам грибов может быть присуща реакция на свет, прикосновение, на химикалии, на тяготение и магнитное поле Земли, а может быть, и на звук. Гриб — одно из первичных звеньев эволюции живого мира на Земле, наделенное богатым разнообразием свойств.

Систематический сбор и описание грибов Московской области были проведены впервые в конце прошлого и начале нынешнего столетия по инициативе создателя Естественного-исторического музея в селе Михайловском Подольского уезда Е.П. Шереметевой [26], которая выполнила основную работу по составлению коллекции грибов. В этом труде активное участие приняли также известные ботаники — Ф.В. Бухгольц, П. Хеннингс и К.К. Гейден. Результатом этой работы явилось опубликование двух списков грибов Московской области в издании музея [3, 15] и нескольких статей в зарубежном периодическом издании "Hedwigia", причем П. Хеннингс описал несколько новых видов пластинчатых грибов [41—43]. Все эти исследования нашли завершение в составленном в 1908 г. Е.П. Шереметевой "Определителе грибов Средней России" [51]. Упомянутые публикации дают довольно полное представление о богатой грибной флоре Подмосковья. Примененная в них классификация уже устарела и требует соответствующих корректив.

Лишь через четыре десятилетия после этого вышли в свет небольшая монография Б.П. Василькова (1946) и "Определитель шляпочных грибов" Л.А. Лебедевой (1946). Последний представляет собой сводку грибного богатства Советского Союза, включая Московскую область. Почти через 20 лет после него появился в печати "Определитель съедобных и ядовитых грибов" Г.И. Сержаниной для Белоруссии, но в нем о грибах Московской области, естественно, вовсе не упоминается.

В последнее время в ряде статей Л.Г. Буровой, посвященных исследованию состава макромицетов елово-широколиственных лесов, их экологии и фенологии [2], содержатся указания на произрастание в лесах Подмосковья некоторых видов грибов (без их описания), значащихся и в нашем списке. Этих видов всего 8, название их в нашем списке имеет индекс "Бур".

Однако все эти публикации вызывают сомнения в отношении полноты освещения состава грибной флоры Подмосковья. Так, ни в одном из этих трудов не упоминаются многие широко распространенные в лесах Подмосковья грибы, например чесночник — *Marasmius scorodoni*, луговой опенок — *M. oreades*, огневка — *Pholiota carbonaria*,

¹

Автор выражает благодарность Л.Г. Буровой за помощь при составлении списка грибов.

некоторые представители рода паутинников — *Cortinarius* sp. и рода волоконниц — *Inocybe* sp. и др.

Чтобы в какой-то степени исправить этот пробел и пополнить знания о грибной флоре Подмосковья, нами были проведены систематические сборы грибов в течение ряда лет (1965–1973) в лесах Красногорского и отчасти Подольского и Звенигородского районов Московской области и был составлен нижеприлагаемый список грибов. В него включены прежде всего те виды грибов, которые не указаны для Подмосковья в вышеперечисленных публикациях, но описаны для других зон СССР. Для этих грибов в списке дается лишь название. Далее, список содержит также ряд грибов, которые вообще не значатся в этих изданиях. Для них в списке дано краткое описание. Общее число видов грибов в списке 118.

СПИСОК БАЗИДАЛЬНЫХ ГРИБОВ ПОДМОСКОВЬЯ¹

КЛАСС Hymenomycetaes

Порядок Agaricales

Agaricus sylvaticus Secr.

Amanita crocea (Quèl.) Sing.

Шляпка 6 см, плоская, гладкая, с возвышением в центре, края рифленые, несколько приподнятые. Кожица оранжево-огненная, по краю желтая. Пластинки белые, крупные, приросшие к колечку из мелких розовых пластинок у основания корня. Ножка 0,8–1,5 × 12 см, цилиндрическая, оранжевая, утолщается книзу (обратнобулавовидная), покрыта чешуйками, снабжена внизу белой вольвой. Споры гладкие, шаровидные, бесцветные, 8–10 мк. Смешанный лес, овраг, заросли папоротника, июль-август.

Amanita fulva Pers. (Syn. *Am. fulva* Schr.).

Amanita lividopalescens Gill.

Шляпка 5–8 см, колокольчатая, с выпуклым бугорком в центре, рубчатая по краю. Кожица сухая, гладкая, блестящая, темно-серовато-коричневая с фиолетовым оттенком, на бугорке темнее. Пластинки частые, свободные, розоватые. Ножка 11,5 × 0,8–1,5 см булавоовидная, светло-коричневая, с приросшей вольвой на конце. На вольве охристые пятна чешуек. Споры бесцветные, шарообразные, 12 × 7 мк. Смешанный лес, август.

Amanita vaginata var. *nivalis* (Fr.) Quèl.

Amanita vaginata (Fr.) Quèl. Бур.

Amanita verna Fr.

¹ Названия грибов даны по следующим источникам: M. Moser. *Kleine Kryptogamenflora*, Bd. II. Pilze, Teil b/2. *Basidiomycetes* II. Jena, 1967; Bd. IIa. *Ascomycetes*. Jena, 1963. П.Е. Соснин. *Определитель гастеромицетов СССР*. Л., "Наука", 1973.

Clitocybe alba (Bat.) Sing.
Clitocybe candicans (Fr.) Kumm.
Clitocybe inversa (Fr.) Quèl.
Clitocybe langei Sing. ex Hora
Clitocybe nebularis (Fr.) Kumm.
Clitocybe odora (Fr.) Kumm.
Clitocybe pithyophila (Secr.) Gill.

Весь гриб белый. Шляпка 5—8 см, плоская, с возвышением в центре, воронковидная, шелковистая, белая, с неровным краем. Пластинки нисходящие, частые, белые. Ножка равноцилиндрическая, полая, белая, наверху мучнистая, внизу слабовойлочная. Споры овальные, бесцветные, 6—7 x 4 мк. Смешанный лес, июль-август.

Clitocybe sinopica (Fr.) Kumm.

Clitocybe suaveolens (Fr.) Kumm.

Шляпка воронковидная, влажная, белая с темным пятном в центре, в сухом состоянии гладкая. Мякоть белая. Пластинки нисходящие, белые, частые (старше — сероватые). Ножка 4—6 x 0,5—0,8 см, белая, затем коричневая, плотная, несколько изогнутая, к низу уплотняется и покрыта волосками. Споры овальные, бесцветные, 6—7 x 3—4 мк. Запах аниса. Смешанный лес, июль-август.

Clitocybe umbilicata (Fr.) Sing.

Шляпка 9 см, распростертая, с широким центральным углублением и неясным возвышением в центре, светло-желтовато-сероватая, влажная, центр темнее. Пластинки желто-кремовые, частые, неровные, нисходящие. Ножка равноцилиндрическая, плотная, хрящевая, матовая, наверху цвета пластинок, внизу цвета шляпки. Гриб влажный, запах аниса. Споры бесцветные, овальные, 6—8 x 4—5 мк. Смешанный лес, июль-август.

Collybia asema Fr.

Collybia butyracea (Fr.) Quèl.

Collybia fusipes (Fr.) Quèl.

Шляпка 4—10 см, плоская, с бугорком в центре; с радиальной трещиноватостью, желто-красная, сухая. Пластинки белые с розовыми пятнами, приросшие, затем свободные, широкие. Ножка цвета шляпки, 8—10 x 1—2 см, веретеновидная с корневидным концом, чешуйчатая, плотная. Споры овальные, бесцветные, 5—7 x 3—5 мк. Разнолесье, июль-август.

Collybia peronata (Fr.) Quèl.

Coprinus ephemerus (Bull.) Fr.

Coprinus ephemereobius Fr.

Coprinus micaceus Fr.

Cortinarius armillatus Fr.

Cortinarius cinnabarinus Fr.

Шляпка 2,5—3,5 см, колокольчатая, зонтик, с бугорком в центре, коричневая, с красноватыми тонкими чешуйками. Пластинки узкие, частые, прикрепленные, цвета шляпки с серым налетом. Покрывало красно-коричневое с остатками на ножке в виде чешуек и

пояска. Ножка ровная, продольно-волокнистая, 6 × 1,2—1,8 см, цвета шляпки. Мякоть бледная. Споры овальные, ржавые 8—13 × 5—8 мк. Сухолесье, июнь-август.

Cortinarius hemitrichus Fr.

Cortinarius mucosus Fr.

Cortinarius orellanus Fr.

Шляпка 3—8 см, зонтиковидная, с возвышением в центре, с радиальной трещиноватостью, темно-красная, с загнутыми краями. Пластинки прикрепленные, широкие, желто-красные. Ножка продольноволокнистая, блестящая, утончается книзу, желтая, 5 × 0,5 см. Споры овальные, 10—12 × 5,5—6 мк, красно-коричневые. В лиственном и еловом лесу, август-сентябрь.

Cortinarius percomis Fr. (Syn. *Phlegmatium percomis*).

Шляпка 4 см, плоский зонт с небольшим углублением в центре, слегка влажная, гладкая. Центральное пятно желтое, с извитыми краями, остальная часть шляпки красно-коричневая. Пластинки прикрепленные, узкие, частые, желтые. Ножка 3 × 0,5 см, продольноволокнистая, плотная, желто-коричневая с рыжими чешуйками. Споры овальные, 7—12 × 5—7 мк. Смешанный лес, август-сентябрь.

Cortinarius triumphans Fr.

Cortinarius varicolor (Pers.) Fr.

Cortinarius varius Scheff. (Syn. *Agaricus varius* Bolt., *Agaricus callosus* Fr. var.),

Cortinarius vibratilis Fr.

Шляпка 6 см, плоская, с центральным бугром, гладкая, матовая, влажная, слизистая, красная. Пластинки приросшие, белые. Ножка полая, книзу утолщается, влажная, коричневая, 7 × 0,5—2 см. Споры охристые, эллиптические, гладкие, 7—8 × 4—5 мк.

Cystoderma cinnabarinum (A. & S. ex Secr.) Fay.

Delicatula integrella (Fr.) Fay.

Dermocybe cinnamomeolutescens Orten.

Шляпка 1,5 см, плоская или слегка выпуклая, кожица сухая, волокнистая, немного шелковистая, оливково-коричневая. Пластинки лимонно-желтые, при созревании темно-коричнево-оранжевые, приросшие. Мякоть бледно-желтая. Ножка 3,5 × 0,4—0,6 см, утолщается книзу, волокнистая, золотисто-желтая. Запах редьки. Споры желто-коричневые, эллипсоидальные, 6—7 × 4—5 мк. Еловый и березовый лес, осень.

Dermocybe semisanguinea Fr.

Geronema fibula (Fr.) Sing.

Gymnopilus penetrans (Fr.) Mur.

Hebeloma crustuliniforme (Fr.) Quél.

Hydrocybe armillatus Fr. (Syn. *Cortinarius armillatus* Fr.).

Hydrocybe chlorophana Fr. (Syn. *Hygrophorus chlorophana* Fr.).

Hygrophoropsis aurantiaca (Fr.) R. Mre.

Hygrophorus nemoreus Fr.

Hygrophorus olivaceoalbus Fr.

Hypholoma capnoides (Fr.) Kumm.

Inocybe bongardii (Weinm.) Quél.

Inocybe cincinnata (Fr.) Quél.

Шляпка 2—3 см, зонтик, гладкая, шелковисто-волокнистая, рифленая, с углублением в центре, темно-коричневая. Пластинки широкие, редкие, прикрепленные, пурпурные. Ножка одноцветная, со шляпкой, длинная, продольноволокнистая, блестящая, 6 × 0,3 см. Споры желтоватые, гладкие, 8—12 × 4—6 мк. Лиственные и хвойные леса, август.

Inocybe fastigata (Quél.) Fr. Бур.

Inocybe hitrella Bers. (Syn. *Inocybe langei* Heim).

Шляпка 4 см, распростертая, радиальноволокнистая. Кожица сухая, соломенно-желтая с более темным коричневатым центром. Пластинки свободные, светло-коричневые. Ножка цилиндрическая, наверху светлая, книзу темно-коричневая, имеет колечко и покрыта чешуйками. Споры бледно-охристые, 2—4 × 0,2—0,6 мк. Смешанный лес, июнь-июль.

Inocybe lacera (Fr.) Kumm.

Inocybe lanuginosa (Fr.) Kumm.

Inocybe napipes Lge.

Inocybe obscura Gill.

Волоконица темная. Шляпка 3 см, колокольчатая, с возвышением (шпицем), гладкая, темно-село-коричневатоо цвета. Пластинки темно-желто-зеленоватые, прикрепленные. Ножка гладкая, продольноволокнистая, блестящая, серо-фиолетовая с продольными рядами коричневых чешуек, имеются остатки покрывала. Споры светло-желтые, овальные (миндалевидные), 8—11 × 5—6 мк. Смешанный лес, июнь—август.

Kuehneromyces mutabilis (Fr.) Sing et Smith.

Laccaria tortilis Secr. et Bolt. (Syn. *Agaricus tortilius* Bolt.).

Шляпка слегка выпуклая, в центре небольшое углубление, 2,5—3,5 см, сухая, края матовые, загнуты вниз, слаборифленые. Кожица бледно-коричневая с синеватым оттенком. Пластинки грубые, широкие, приросшие или слегка нисходящие, светло-коричневые с розовым оттенком. Ножка плотная, волокнистая, коричнево-фиолетовая, 3,5 × 0,3 см. Споры шаровидные, бесцветные, 8—12 мк. Смешанный лес, у края дороги, сентябрь.

Lactarius helvus (Fr.) Schröt.

Lactarius mitissimus Fr.

Lactarius rufus (Fr.) Бур.

Lactarius scrobiculatus Fr.

Lactarius vietus (Fr.) Бур.

Lepiota cygnea (Pers.) Fr.

Шляпка 2,5 см, колокольчатая, затем распростертая, с бугорком, сухая. Кожица белая, бугорок лимонно-желтый, края шляпки слегка желтоватые, рифленые. Шляпка покрыта нежными чешуй-

ками. Пластинки свободные, белые. Ножка белая, тонкая, полая, покрыта чешуйками, книзу несколько утолщается, 3—5 × 0,3—0,6 см. Споры эллиптические, бесцветные, порошок спор белый, размер 7—8 × 4,5—5 мк. Смешанный лес, август—сентябрь.

Lepista personata (Fr.) Cooke.

Macrolepiota excoriata Fr.

Marasmius graminum (Libert) Berk.

Marasmius epiphyllus Fr.

Marasmius oreades Fr.

Marasmius scorodoni Fr.

Melanoleuca cognata (Fr.) Бур.

Шляпка 5—8 см, плоская, с углублением в центре и слегка опущенными краями. Кожица желтовато-коричневая, сухая. Пластинки приросшие, оранжевые, широкие. Ножка продольнополосатая, плотная, 8 × 0,6 см, цилиндрическая. Споры эллиптические, бесцветные, 7—10 × 4—6 мк. Смешанный лес, июль-август.

Melanoleuca humilis (Fr.) Sing.

Melanoleuca melaleuca (Fr.) Mre.

Mycena adonis (Fr.) S.F.Gray.

Mycena cucullata (Fr.) Sing. Бур.

Mycena epipterigya Scop. (Fr.) S.F.Gray.

Mycena flavoalba (Fr.) Quél.

Шляпка ширококолокольчатая (конусом), 1—2 см, с бугорком, гладкая или полосатая, охряная или белая. Мякоть белая. Пластинки приросшие, редкие, белые. Ножка 2,5—5 × 0,2 см, тонкая, ломкая, наверху мучнистая, белая. Споры овальные, бесцветные, 7—9 × 4—5 мк. Смешанный лес, болотистые или травянистые места, август.

Mycena haematopoda (Fr.) Kumm.

Mycena lactea (Lge.)

Mycena vulgaris (Fr.) Quél. Бур.

Myxarium mucifluus Fr.

Myxarium mucosum (Fr.) Ricken. [Syn. *Coronarius mucosus* (Bull.) Bond.].

Oudemansiella plathyphylla (Fr.) Mos.

Oudemansiella radicata (Fr.) Sing.

Paxillus atrotomentosus Fr.

Pholiota aurivella (Fr.) Kumm.

Pholiota carbonaria (Fr.) Sing.

Pholiota destruens (Brond.) Quél.

Pholiota gummosa (Lasch.) Sing.

Pholiota tuberculosa (Fr.) Kumm.

Pholiotina cyanopus (Atk.) Sing.

Pleurotus cornucopiae Fr.

Pluteus leoninus (Fr.) Kumm.

Pluteus petasatus (Fr.) Quél.

Шляпка 10 см, колокольчатая у молодых, распростертая у зрелых грибов, сухая, белая с дымчатым центром, покрыта коричневыми

чешуйками. Пластинки широкие, розовые, свободные или выемчатые. Ножка 7 x 1 см, цилиндрическая, продольноволокнистая, белая, с темными чешуйками на основании. Споры розоватые, овальные, 5—10 x 4—5 мк.

Pluteus plautus (Fr.) Wemm.

Отличается от *Pluteus petasatus* меньшими размерами (4 см), темно-коричневым цветом кожицы, рифленой ножкой, темно-коричневой в нижней части. Споры светло-розовые.

Psathyrella conopilea Fr.

Psathyrella spadicea (Fr.) Sing.

Rhodophyllus bissisedus (Fr.) Quél.

Шляпка 3,5 см, плоская, с эксцентрическим темным бугром в центре. Кожица светло-серая, сухая, с неясно-рифлеными краями. Пластинки приросшие, узкие, частые, розовые. Ножка 5,15 x 0,2—0,3 см, эксцентричная, блестящая, волокнистая, полая, светло-коричневая, внизу красноватая. На основании корня сплетение волокон. Споры угловатые, розовые. Смешанный лес, август.

Rhodophyllus sericeus (Fr.) Quél.

Stropharia coronilla (Fr.) Quél.

Шляпка 2—4 см, колокольчатая, затем уплощается, остается зонтиковидной. Кожица слизистая, клейкая, темновато-коричневая. Пластинки приросшие, темно-коричневые. Ножка 3,5 x 0,4 см, тонкая, цилиндрическая, слизистая, коричневая, с кольцом, выше которого ножка гладкая, ниже с тонкими чешуйками. Споры овальные, буровато-фиолетовые, 8—10 x 4—5 мк. Сосновый лес, сентябрь-октябрь.

Stropharia melasperma (Fr.) Quél.

Шляпка 4 см, бледно-желтая, слизистая, с возвышением в центре. Пластинки темно-серые, затем фиолетово-черные, приросшие. Ножка тонкая, блестящая, длинная, 12 x 0,5 см, изогнутая, синеватая, покрытая чешуйками, колечко наверху. Споры фиолетово-бурые, овальные, гладкие, 10—11 x 6—7 мк. Споровая пыль черная. Согласно Л.А. Лебедевой, *Str. melasperma* синоним *Str. coronilla*. Сосновый лес, сентябрь-октябрь.

Tricholoma flavo-brunneum (Fr.) Kumm.

Tricholoma focale (Fr.) Rick.

Tricholoma saponaceum (Fr.) Kumm.

Tricholoma sejunctum (Fr.) Quél.

Tricholoma sulfureum (Fr.) Kumm.

Tricholoma ustale (Fr.) Kumm.

Tricholomopsis rutilans (Fr.) Sing.

Volvariella speciosa (Fr.) Sing. [Sin. *Volvaria speciosa* (Fr.) Gill.].

Порядок Boletales

Suillus veriegatus (Fr.) Kuntze.

Tylopilus felleus (Fr.) Karst.

Порядок Poriales

Phellodon niger (Fr.) Fr.

Шляпка 2,5 см, плоская, с краем, завернутым вверх желобком, с возвышением в центре. Кожица темно-серая, сухая. Гименофор (шипики) серый. Ножка темно-серая, шерстистая, мышинная, кончик белый, 4 x 0,3—0,4 см. Смешанный лес, август.

Piptoporus (Placodes) betulinus (Bull. ex Fr.) Karst.

Трутовик березовый. Серо-коричневый, гладкий, без зон, почкообразный, диаметр 5—8 см, толщина 1,5 см, у ствола принимает форму ножки, край завернут. Трубочки гимения белые, поры белые. Мякоть белая, мягкая. Споры бесцветные, эллиптические, 5—7 x 1—3 мк. Смешанный лес, на березе, июль.

КЛАСС GASTEROMYCETAE

Порядок Dacrymycetales

Calocera viscosa Pers. ex Fr.

Плодовое тело состоит из кораллоподобных стволиков, одиночных или разветвляющихся, слегка слизистых, хрящевой консистенции, оранжевого цвета, 4—6 x 0,3—0,6 см, с раздвоенными или заостренными кончиками. Споры цилиндрические, светло-желтые, 9—12 x 4—5 мк. Еловый лес, август.

Порядок Lycoperdales

Calvatia cealata (Bull.) Morgan.

Lycoperdon perlatum Pers. (Syn. *Lycoperdon gemmatum* Batsch.) Бур.

Круглое плодовое тело, 3—8 см высотой, у основания сужено, покрыто хрупкими шипиками. Глеба белая, затем бурая, споры шаровидные, бурые, 3—4 мк.

Lycoperdon pusillum Schum. ex Pers. Описание см. на стр. 51.

Порядок Nidulariales

Crucibulum laeve (DC.) Kambly:

Плодовые тела имеют форму бокальчиков или тиглей 0,5—1 см высоты. Наружная сторона цвета охры, тонковорсистая. Внутренняя сторона гладкая, бледно-желтая. Молодые формы прикрыты крышечкой, взрослые открыты и содержат несколько перидиол, несущих внутри слой базидиев. Споры бесцветные, 8—10 x 3—5 мк. Хвойный лес, июль-август.

Порядок Ascomycetes

Rhizina inflata (Scheff.) Karst.

Без корня, похожие на кору, распростерты на земле волнообразно изогнутые лопасти, сухие, черноватые с выпуклыми буграми, диаметр 3—8 см. Нижняя сторона коричневатая и несет корнеподобные ветви, укрепляющиеся в земле. Мякоть восковидная, ломкая, коричневая. Споры бесцветные, крупные, до 40 x 10 мк. Еловый лес, июль-август.

1. *Бондарцев А.С.* 1953. Трутовые грибы. М.-Л., Изд-во АН СССР.
2. *Бурова Л.Г.* 1968. Микология и фитопатология, 2, 1.
3. *Бухгольц Ф.В.* 1897. Список грибов, найденных летом 1896 г. Естественно-историческая коллекция гр. Е.П. Шереметевой в с. Михайловском Московской губернии. II. Грибы. М.
4. *Васильков Б.П.* Белый гриб. Опыт монографии одного вида. М.-Л., "Наука".
5. *Даддингтон К.* 1972. Эволюционная ботаника. Пер. с англ. под ред. Т.И. Серебряковой. М., "Мир".
6. *Джиссман Т.* 1965. В сб. "Биогенез природных соединений". Пер. с англ. под ред. Л.М. Гиномана. М., "Мир", стр. 482.
7. *Дорфман Я.Г.* 1966. О физическом механизме воздействия статически магнитных полей на живые системы. М.
8. *Дубров А.П.* 1970. Физиол. растений, 17, 836.
9. *Ефименко О.М.* 1940. Вопросы питания, 4, 40.
10. *Каррер П.* 1960. Курс органической химии. Пер. с нем. под ред. М.И. Колосова. Л., Госхимиздат.
11. *Крылов А.В., Тараканова Г.А.* 1960. Физиол. растений, 7, № 2, 191.
12. *Лебедева Л.А.* 1949. Определитель шляпочных грибов. М., Изд-во с.-х. лит-ры.
13. *Любименко В.Н.* 1923. Курс общей ботаники. Берлин.
14. *Малер Г., Кордес Ю.* 1970. Основы биологической химии. Пер. с англ. под ред. А.А. Баева и Я.М. Варшавского. М., "Мир".
15. *Мосолов Н.А.* 1906. Список грибов, найденных в Подольском уезде. Естественно-историческая коллекция гр. Е.П. Шереметевой в с. Михайловском Московской губернии. II. Грибы. М.
16. *Новицкий Ю.И.* 1967. Изв. АН СССР, серия биол., № 2, 257.
17. *Новицкий Ю.И., Тараканова Г.А., Стреков В.Ю.* 1965. В сб. "Вопросы гематологии, радиобиологии и биологического действия магнитного поля". Томск, стр. 329.
18. Применение спектроскопии в химии. Под ред. В. Веста. М., ИЛ, 1959.
19. *Рудин Д., Уилки Д.* 1970. Биогенез митохондрий. Пер. с англ. под ред. С.А. Нейфаха. М., "Мир".
20. *Серганина Г.Н.* 1967. Съедобные и ядовитые грибы. Определитель. Минск, "Наука и техника".
21. *Сопрунов Ф.Ф.* 1950. Изв. Туркм. филиала АН СССР, № 87, 88, 89. Ашхабад.
22. *Титаев А.А.* 1974. Эволюция органических соединений на Земле. От углерода до биополимеров. М., "Наука".
23. *Тракин М.П.* 1972. Физиол. растений, 19, № 2, 448.
24. *Уколов М.А., Квакина Е.Б.* 1970. Вопросы онкологии, 16, 88.
25. *Холодов Н.А.* 1971. Влияние магнитных полей на биологические объекты. М., "Наука".
26. *Шереметева Е.П.* 1908. Иллюстрированный определитель грибов Средней России. I. Нymenomycetinae, ч. 1 и 2. Изд. естественно-исторического музея гр. Е.П. Шереметевой в с. Михайловском Московской губернии, вып. V. Рига.

27. *Шиврина А.Н.* 1965. Биологически активные вещества грибов. М.-Л., "Наука".
28. *Шиврина А.Н., Низовская О.П., Фалина Н.Н., Маттисон Н.Л., Ефименко О.М.* 1969. Биосинтетическая деятельность высших грибов. М.-Л., "Наука".
29. *Шишло М.А.* 1967. Влияние магнитного поля на некоторые стороны биологического окисления. Канд. дисс. М.
30. *Шлегель Г.* 1972. Общая микробиология. Пер. с нем. под ред. Е.Л. Рубан. М., "Мир".
31. *Шульц Н.А.* 1964. Земля во Вселенной. М., "Мысль", стр. 332.
32. *Anchel M.* 1954. Trans. Acad. Sci. USA, ser. II, N 16, 1-8, 337.
33. *Bonnet J.* 1959. Bull. trimestr. Soc. mycol. France, 75, 215.
34. *Bulard C.* 1948. C.r. Acad. sci., 227, 943.
35. *Bu'Lock J.D., Jones E.R.H., Leming P.R.* 1955. J. Chem. Soc., 4270.
36. *Cholodny N.G.* [Холодный Н.Г.]. 1924. Ber. Dtsch. bot. Ges., 42, 356.
37. *Cholodny N.G.* [Холодный Н.Г.]. 1927. Biol. Zbl., 47, 604.
38. *Fries F.* 1829. Systema mycologica. Greifswald.
39. *Harraschain H., Mohr H.* 1973. Leitschr. Bot., 51, 274.
40. *Heidt K.* 1938. Ber. oberhässischen Ges. Nature and Heilkunde zu Giessen, N.F. Naturwiss. Abt., 18, 86.
41. *Hennings P.* 1903. Beitrag zur Pilzflora des Gouvernements Moskau. Hedwigia, Bd. XLII.
42. *Hennings P.* 1904. Zweiter Beitrag zur Pilzflora des Gouvernements Moskau. Hedwigia, Bd. XLIII.
43. *Hennings P.* 1906. Dritter Beitrag zur Pilzflora des Gouvernements Moskau. Hedwigia, Bd. XLV.
44. *Hertel H., Leopold A.S.* 1963. Planta, 59, 535.
45. *Ivanoff N.N.* 1923. Biochem. Z., 135, 1.
46. *Leagley C.F.* 1947. J. Appl. Physiol., 18, 1035; 1951, 22, 746.
47. *Lundegardh H.* 1960. Pflanzenphysiologie. Jena, G. Fischer.
48. *Michael E., Hennig B.* 1970. Handbuch für Pilzfreunde, Bd. I-V. Jena, G. Fischer.
49. *Ravitscher F.* 1932. Der Geotropismus. Jena, G. Fischer.
50. *Sachs J.* 1882. Vorlesungen über Pflanzenphysiologie. Leipzig.
51. *Sachs J.* 1879. Arb. bot. Inst. Würzburg, 2, 209, 226.
52. *Vöchting H.* Ber. Dtsch. bot. Ges., 6, 167.

ОГЛАВЛЕНИЕ

ПРЕДИСЛОВИЕ	5
РАЗВИТИЕ И ОБМЕН ВЕЩЕСТВ ВЫСШИХ ГРИБОВ . .	7
ГЕОТРОПИЗМ У ВЫСШИХ ГРИБОВ	19
ЗЕМНОЙ МАГНЕТИЗМ И ГРИБЫ	32
РЕДКИЕ И ОРИГИНАЛЬНЫЕ ФОРМЫ ГРИБОВ	45
БАЗИДИАЛЬНЫЕ ГРИБЫ ПОДМОСКОВЬЯ	60
ЛИТЕРАТУРА	68

Алексей Асинкритович Титаев

БИОЛОГИЯ ВЫСШИХ ГРИБОВ
(отдельные вопросы)

Утверждено к печати
Московским обществом
испытателей природы

Редактор издательства *Л.К. Соколова*
Художник *И. Таланова*
Художественный редактор *Т.П. Поленова*
Технический редактор *Н.А. Посканная*